

150689 (1)

Al doctor Aronday en
prueba de amistad y
consideración

ESTRUCTURA

DEL

el autor

ASTA DE AMMON

POR

S. RAMÓN Y CAJAL.

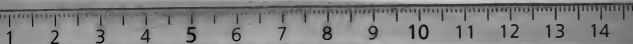
(Anal. de la *Revista de Hist. Nat.*, tomo xxii, 1893.)

Nuestras primeras investigaciones relativas á la textura del asta de Ammon se remontan al año 1888. En ellas nos servimos tanto del método de Weigert como del de Golgi (proceder lento), y los resultados obtenidos, aunque algo incompletos, persuadiéronnos de que, como afirman Golgi y su discípulo L. Sala, el asta de Ammon y *Fascia dentata* son quizás las partes nerviosas donde más fácilmente se logra la reacción negra, y donde con más comodidad pueden perseguirse las fibras nerviosas y sus colaterales.

La aparición del trabajo de L. Sala (1), que venía á completar notablemente las observaciones clásicas de Golgi, y la urgencia de terminar otras indagaciones no menos interesantes tocante á la médula, cerebelo, etc., nos obligaron á aplazar la publicación de nuestros ensayos.

El tiempo transcurrido desde que abandonamos el estudio del asta de Ammon no ha sido estéril para la ciencia. Nuestro concepto sobre la morfología y relaciones de las células nerviosas se ha esclarecido, y se han ampliado notablemente los datos concernientes á la corteza típica. Gracias á los trabajos de His, Forel, Kölliker, von Lenhosseck, Retzius, van Gehuchten, P. Ramón, Martinotti y los nuestros, muchas cuestiones

(1) LUIGI SALA: *Zur Anatomie des grossen Seepferdefusses*. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. L. II. Leipzig, 1891.



generales, que embarazaban al investigador en todo estudio parcial de los centros, pueden darse como definitivamente resueltas, y la tarea del anatómico consagrado al examen de un órgano nervioso particular queda circunscrita á determinar en qué condiciones y modalidades de detalle se cumplen las leyes fundamentales que rigen la distribución y conexiones de las células nerviosas.

Bajo este aspecto, el asta de Ammon, que pasa por ser una corteza típica, pero simplificada, puede ofrecernos, ya que no la solución de problemas generales, detalles de estructura que proyecten alguna luz en la interpretación de disposiciones todavía oscuras ó difícilmente interpretables de la trama de otras provincias del sistema nervioso.

Con estas esperanzas reanudamos nuestras indagaciones durante el pasado año; y cuando, dando de mano á otros trabajos, nos disponíamos á coordinar los datos recogidos, apareció una notable monografía de Schaffer (1) que amplía notablemente las indagaciones de Golgi (2) y de L. Sala, y en la cual, dicho sabio, movido de un sentido generalizador muy plausible, interpreta la textura de aquel órgano con la clave que las nuevas ideas sobre la construcción de la corteza típica proporcionan.

Para no perder por completo el fruto de nuestra labor, redactamos una nota que se leyó el 7 de Diciembre de 1892 ante la Sociedad Española de Historia Natural (3). El presente escrito representa una ampliación de dicha nota ilustrada con dibujos que consienten la comprensión del texto, y adicionada con algunos nuevos datos, fruto de posteriores pesquisas.

Indicaciones técnicas.

Tres métodos hemos utilizado en la ejecución de las preparaciones del asta de Ammon y *Fascia dentata*: el de Weigert-Pal, el de Golgi rápido y el de Cox.

(1) K. SCHAFFER: *Beitrag zur Histologie der Ammons Hornformation*. (Archiv. f. mikros. Anat. Bd. XXXIX; 1. Heft, 1892.)

(2) GOLGI: *Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*. Milano, 1886.

(3) CAJAL: *Observaciones anatómicas sobre la corteza cerebral y asta de Ammon*. (Actas de la Sociedad Española de Historia Natural. Segunda serie. Tomo 1. Sesión de Diciembre de 1892.)

El método de Weigert-Pal es sobrado conocido para que necesitemos insistir sobre él. Diremos solamente, que lo hemos aplicado al asta de Ammon del hombre, conejo común, conejillo de Indias y ratón. Recientemente hemos aprovechado también con buen resultado el método rápido de Berkley (1) en que la induración preliminar se efectúa con el líquido de Flemming.

El método de Golgi rápido proporciona preparaciones espléndidas, pero á condición de aplicarlo en animales jóvenes: el conejillo de Indias recién nacido, el conejo común de 8 á 15 días y el ratón de 15 á 20, son particularmente favorables á la obtención de impregnaciones finas bastante completas, recayentes tanto en las células como en las fibras nerviosas. En cuanto aparece la mielina, la reacción negra se torna incompleta é inconstante, particularmente en lo que respecta á los cilindros-ejes y colaterales de las células del asta de Ammon y región central (hileo) de la *fascia dentata*. En cambio, pueden obtenerse coloraciones bastante completas de los cilindros-ejes y células de los *granos* de la *fascia dentata* aun del conejo adulto, lo que se explica por carecer dichos cilindros-ejes de envoltura medular.

El tiempo de induración en la mezcla osmio-bicrómica oscila entre dos y cuatro días. Con frecuencia hemos utilizado el método de *doble impregnación* en vez del proceder ordinario ó sencillo; se obtienen así preparaciones muy completas donde casi todas las células y fibras aparecen teñidas. En general, cabe tentar una segunda impregnación solamente cuando, por exceso de induración, ó por hallarse el asta de Ammon en una fase evolutiva demasiado temprana, fuera escaso el número de células impregnadas; en otro caso, nos arriesgamos á provocar coloraciones demasiado generales y completas, donde la persecución individual de las fibras nerviosas es punto menos que imposible.

El método de Cox (2), preconizado por W. Krause (3), quien lo ha aplicado con buen éxito á la retina, es de éxito constante

(1) J. BERKLEY: *Die Osmium-Kupfer-Hamatoxylin-Färbung*. *Neurologisches Centralblatt*. 1892, núm. 9.

(2) COX: *Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*, 1890. D. XII, núm. 15.—*Jahresbericht f. d. ges. Medicin von Virchow u. Hirsch*. 1891. Bd. I.

(3) KRAUSE: *Die Retina*. (*Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.* VIII, 1891.)

y tiñe un gran número de células y fibras. Posee, sobre todo, la inapreciable ventaja de no suscitar precipitados irregulares en la superficie de las piezas, y la no menos importante de permitir la coloración subsiguiente de los cortes con los carmines (carmin aluminoso por ejemplo) y hematoxilina.

Consiste el método de Cox en indurar trozos no muy grandes de centros nerviosos en la mezcla siguiente:

Bicromato de potasa al 5 por 100.....	20	} 15 15
Solución de sublimado al 5 por 100.....	20	
Agua destilada.....	30 ó 40	
Cromato de potasa (con reacción fuertemente alcalina) disuelto al 5 por 100.....	16	

En este líquido permanecerán las piezas de dos á tres meses en invierno, y un mes por lo menos en verano. Se corta como en el método de Golgi, previa inmersión de los trozos nerviosos (durante media ó una hora) en alcohol de 36°; se recogen y lavan los cortes en alcohol fuerte (de 40°); se aclaran en esencia de clavo, y finalmente se montan al descubierto, sobre un porta-objetos, á beneficio de la goma de mar disuelta en xilol.

El método de Cox da también mejores resultados en los animales jóvenes que en los adultos. Nuestras mejores preparaciones corresponden al conejo de un mes. El precipitado mercurial se deposita, de preferencia, en los plexos nerviosos amedulares, cuyas fibrillas impregna mucho mejor que el método de Golgi. La reacción recae, á menudo, en las mismas fibras meduladas, que aparecen espesadas en el punto correspondiente á su vaina de mielina.

En general, el método de Cox sirve de contraprueba al de Golgi, cuyas revelaciones confirma plenamente. Cuando se trata de fibras nerviosas gruesas y de cuerpos y expansiones protoplasmáticas, aquél lleva ventaja á éste; pero en la impregnación de las más delicadas colaterales, el método al cromato de plata es más eficaz que el de Cox, no porque éste no las colore igualmente bien, sino porque la palidez del depósito mercurial no consiente una distinción tan perfecta de los contornos de las mismas.

En tres secciones dividiremos el presente trabajo: *asta de Ammon*, *fascia dentata* y *circunvolución del hipocampo* (subiculum).

I.

Asta de Ammon.

El asta de Ammon con la *fascia dentata* ó cuerpo abollonado, se consideran muy diversamente por los autores. Para Golgi (1) y Sala (2) que han utilizado primeramente el método de coloración negra, y puesto de manifiesto las propiedades de las células nerviosas de aquellos órganos, se trataría de dos circunvoluciones adheridas por su cara superficial ó capa molecular: la una, delgada y modificada en sus elementos, estaría representada por la *fascia dentata*; la otra más espesa, continuada con el *subiculum*, sería el asta de Ammon propiamente dicha. Esta opinión, que había sido ya emitida por Duval (3), fundándose en sus indagaciones embriológicas, es la más conforme con los resultados que arroja el examen de la estructura de dichos órganos; pero para que pueda ser aceptada sin reservas, es preciso no dar á la palabra circunvolución un sentido demasiado exclusivo, por cuanto, como ha hecho notar atinadamente Giacomini (4), el asta de Ammon aparece notablemente desenvuelta en animales como el conejo y ratón que carecen de circunvoluciones.

La conclusión general que se desprende de nuestro trabajo coincide con la aserción de Giacomini. En nuestro concepto, el asta de Ammon ó hipocampo mayor y la *fascia dentata*, representan dos formaciones distintas y discontinuas de corteza cerebral, pero afectando modificaciones tales, particularmente la *fascia dentata*, que hay méritos bastantes para estimarlas como órganos especiales del cerebro, con igual título, por ejemplo, que el bulbo y lóbulo olfatorios. Las principales diferencias entre el asta de Ammon y la corteza estriban en la morfología de algunas células y en las propiedades de ciertos

(1) GOLGI: *Sulla fna Anatomia degli Organi centrali del sistema nervoso*. Milano, 1886.

(2) LUIGI SALA: *Loco citato*.

(3) DUVAL: *La corne de Ammon*. (Arch. de Neurologie. Tome II et III, 1881 et 1882.)

(4) GIACOMINI: *Fascia dentata del grande hippocampo del cervello umano*. (Giornale della R. Accad. de Med. di Torino. Fasc. 11 et 12. 1883.)

cilindros-ejes (los emanados de las células ovoideas de la *fascia dentata*); en cuanto al número de capas y composición general de las mismas, el acuerdo con la corteza es casi perfecto, conforme ha demostrado circunstanciadamente Schaffer.

Las capas del asta de Ammon, han sido bien distinguidas y reseñadas por los anatómicos que han trabajado con los antiguos métodos, tales como Kupffer (1), Meinert (2), Krause (3), Todt y Kahler (4), Obersteiner (5). Para evitar confusiones adoptaremos la nomenclatura clásica así como el número de zonas más admitidas por los neurólogos. Y con el fin de que pueda apreciarse mejor la correspondencia existente entre las zonas de la corteza cerebral y las del asta de Ammon y *fascia dentata*, pondremos al lado de la nomenclatura corriente la de las capas análogas de la corteza.

1.^a CAPA Ó ZONA EPITELIAL.—A partir de la cavidad ventricular, el asta de Ammon presenta una hilera de células epiteliales cortas, prismáticas ó cúbicas, que han sido impregnadas por L. Sala. Del cabo profundo de tales células brota un tallo radial cuyo comportamiento varía según la época evolutiva.

En el recién nacido (conejo, ratón) la mayor parte de estas células suministran, por su cara profunda, un breve penacho de ramitas horizontales varicosas que terminan por debajo mismo del endimio. Pero entre los apéndices de esta ramificación se ve una muy espesa, verdadera prolongación de la célula que, atravesando oblicuamente las zonas subyacentes y trazando un escalón en la de las pirámides, se ramifica ampliamente en el espesor de la zona molecular. A veces, el tallo se bifurca ó ramifica cumplidamente al ingresar en la zona de las pirámides, como se veía en la fig. 1.^a e. Las últimas ramitas ascendentes las hemos seguido no pocas veces hasta la vecindad de la superficie del asta de Ammon, donde se arquean generalmente para terminar en el espesor de la corteza. No habiendo notado aquellos conos terminales que las células epiteliales de la corteza típica forman debajo de la *pia-mater*,

(1) KUPFFER: *De cornu ammonis textura*. 1859.

(2) MEINERT: *Handbuch von Stricker*, p. 712. 1871.

(3) KRAUSE: *Handbuch der menschlichen Anatomie*. Bd. 1. Hannover, 1876, p. 444.

(4) TODT u. KÄHLER: *Lehrbuch der Gewebelehre*. 1888.

(5) OBERSTEINER: *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane*, &c. 2 Auflage, 1892.

juzgamos probable que, en el conejo recién nacido, han desaparecido ya, retrayéndose y absorbiéndose muchas expansiones periféricas. Por lo demás, la orientación oblicua (como

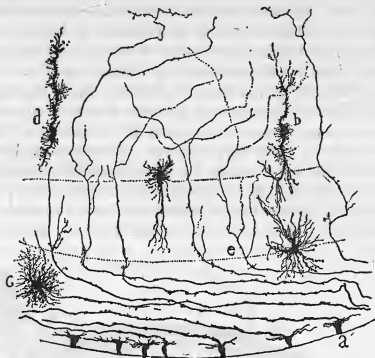


Fig. 1.—Células neuróglicas del asta de Ammon (región superior) del conejo recién nacido. a, cuerpos de las células epiteliales; b, d, células neuróglicas alargadas; c, célula en araña; e, tallo ramificado del corpúsculo epitelial.

en dirección del *subiculum*) del tallo radial, sólo se comprueba en el epitelio de la región superior del asta de Ammon; en la vecindad de la *fimbria* dichos tallos suelen ramificarse profusamente apenas llegados al *stratum oriens*, sin dar lugar á la disposición escalonada.

En el conejo de ocho días, las ramitas periféricas del tallo radial se atrofian, y las que éste suministra se extienden casi exclusivamente en el espesor del *stratum oriens* y *alveus*. En esta fase sin duda han sido vistas dichas expansiones por L. Sala, pues dice que pueden alcanzar hasta cerca de las grandes pirámides. Finalmente, en el conejo y conejillo de Indias adultos, el penacho del tallo radial se acorta y sus ramas fuertemente espinosas y como penniformes se pierden entre las fibras medulares del *Alveus*.

Por lo demás, en el conejo recién nacido existen ya esparcidas por el espesor del asta de Ammon muchas células de neuroglia. Algunas de ellas presentan todavía el alargamiento y dirección radial que denuncian su origen epitelial (fig. 1.^a d).

2. CAPA (ALVEUS Ó SUSTANCIA BLANCA).—Esta zona se compone de los cilindros-ejes de las pirámides y de algunos corpúsculos polimorfos dislocados de la capa inmediata (*stratum oriens*) como han demostrado Golgi, Sala y Schaffer.

La dirección de las fibras es distinta, según el paraje del *Alveus* que se examine. Al nivel de la región superior del asta de Ammon (encima y detrás de la fimbria) se dirigen hacia fuera y atrás para doblarse y hacerse longitudinales, precisamente en el paraje en que el *subiculum* se continúa con dicho cuerpo. En tal sitio, como ha hecho notar L. Sala, aparece un grueso haz de sustancia blanca orientado en la misma dirección del asta de Ammon (fig. 2 G). En la región

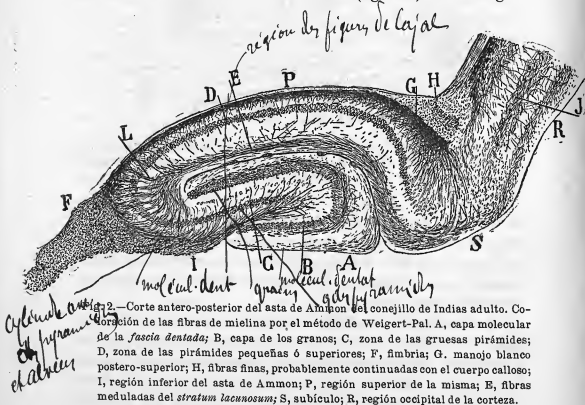


Fig. 2.—Corte antero-posterior del asta de Ammon del conejo de Indias adulto. Coloración de las fibras de mielina por el método de Weigert-Pal. A, capa molecular de la *fascia dentata*; B, capa de los granos; C, zona de las gruesas pirámides; D, zona de las pirámides pequeñas ó superiores; F, fimbria; G, manojo blanco postero-superior; H, fibras finas, probablemente continuadas con el cuerpo calloso; I, región inferior del asta de Ammon; P, región superior de la misma; E, fibras meduladas del *stratum lacunosum*; S, subículo; R, región occipital de la corteza.

de la fimbria y del hileo, ó porción del asta de Ammon que se sumerge en la concavidad de la *fascia dentata*, las fibras van hacia la fimbria, donde ingresan para hacerse longitudinales.

Hay, por tanto, dos corrientes nerviosas, cada una nacida en distinta porción de la circunferencia del asta de Ammon; la fimbria (fig. 2 F) y el manojó blanco postero-superior (fig. 2 G.)

Para evitar circunloquios, en adelante designaremos *región superior* del asta de Ammon á la semicaña superior cuyas fibras se reúnen hacia fuera en el manojó postero-superior de sustancia blanca; mientras que llamaremos, *región inferior* á la semicaña inferior cuyas fibras se acumulan en la fimbria. Esta distinción descansa además, como más adelante veremos, en los caracteres especiales que muestran las pirámides residentes en cada una de estas regiones.

Cuando se examina la sustancia blanca del alveo en preparaciones bien impregnadas por el cromato de plata, se advierte que no todas las fibras nerviosas poseen igual espesor, cabiendo distinguirlas en *gruesas* y *finas*. Las *gruesas* marchan, por lo común, á distancia del epitelio en la vecindad del *stratum oriens* y se continúan con los cilindros-ejes de las pirámides. Las *finas* son muy numerosas en la región superior del asta de Ammon y yacen de preferencia junto al epitelio. La capa periférica construída de estas fibrillas se engruesa notablemente al nivel del *subiculum*, donde constituye un manojó espeso bien distinto del formado por el hacinamiento de las fibras gruesas (fig. 2 H). Jamás las fibras finas se continúan con cilindros-ejes de pirámides; por su aspecto y delicadeza diríase que son fibras colaterales, tanto más cuanto que, en los cortes teñidos por el método de Weigert exhiben el aspecto delicado, varicoso, en un todo semejante al de los tubitos del cuerpo calloso.

¿Cuál es el origen de estas fibrillas? Cuestión es ésta que no puede resolverse con los métodos anatómicos, pues, la extraordinaria longitud de las tales impide toda pesquisa fructuosa de su origen y terminación. No obstante, y á título de conjetura, nosotros nos inclinamos á pensar que, sino todas, una buena parte de dichas fibras representa la continuación de ciertas finas colaterales procedentes de algunos cilindros-ejes de pirámides á su arribo á la sustancia del *alveus*. Acaso estas fibras ingresan en el cuerpo calloso, representando un modo de conexión establecido entre el asta de Ammon de un lado y el hemisférico cerebral del otro.

Colaterales de la sustancia blanca.—Son escasas, notable-

mente finas y parten en ángulo recto de las fibras gruesas del alveo ó cilindros-ejes de las pirámides.

La región donde pueden demostrarse mejor dichas colaterales, es la del hileo, ó sea la parte del asta de Ammon que se sumerge ó está á punto de hundirse en la concavidad de la *fascia dentata* (fig. 2 I).

La mayor parte de las colaterales parecen ramificarse y perderse en el *stratum oriens*, pero se ven también otras que remontan la capa de las pirámides para perderse y ramificarse en la zona supra-piramidal.

Probablemente representan también colaterales de la sustancia blanca ciertas fibras finas que, en considerable número, se las ve ascender por entre las pirámides en la región superior del asta de Ammon para ramificarse y acabar en todo el espesor de la zona radiada y parte del estrato lacunoso (*stratum lacunosum*) (fig. 3 d, e). Algunas de estas fibras se siguen fácilmente hasta la sustancia blanca (e); otras, al llegar al *stratum oriens*, se inflexionan siguiendo un trayecto más ó menos tortuoso, y pareciendo representar filamentos terminales de gruesas colaterales destinadas de manera especial á dicha capa (fig. 3 d).

3. CAPA Ó STRATUM ORIENS (Zona de los *Corpusculos polimorfos* de la corteza típica).—Algunos de los elementos de esta zona han sido descritos por L. Sala; pero las propiedades de los cilindros-ejes que de ellos emanan son conocidas circunstanciadamente gracias á las indagaciones de Schaffer, que ha encontrado en este estrato del asta de Ammon las mismas especies celulares que en la zona profunda de la corteza típica.

El *stratum oriens* debe distinguirse en dos subzonas: *subzona inferior* ó de las células fusiformes é irregulares; *subzona superior* ó plexiforme.

A. La *subzona inferior*, rayana de la sustancia blanca encierra, por lo común, células fusiformes ó triangulares paralelamente dirigidas á las fibras del *alveus*, y cuyas ramas protoplasmáticas se pierden entre los tubos de mielina. El cilindro-eje de tales elementos nos ha parecido, por lo menos en algunos casos, comportarse como el de las células llamadas sensitivas de Golgi, es decir, que dirigiéndose más ó menos oblicuamente hacia arriba, pierde su individualidad á fuerza de ramificarse. Las ramas más altas, cuando fueron seguidas en trecho sufi-

ciente se vió que terminaban entre las pirámides por arborizaciones pericelulares (fig. 8 b).

En otros casos, las células yacentes casi en plena substancia

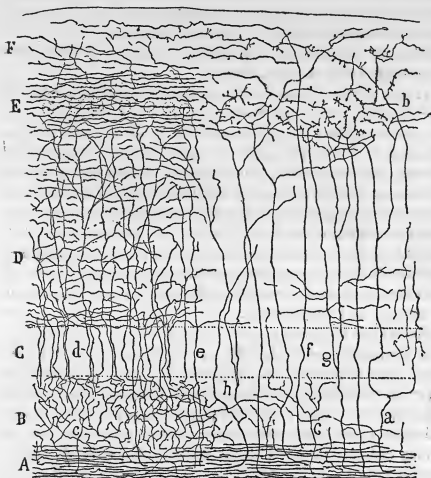


Fig. 3.—Corte del asta de Ammon del conejo de ocho días. Método doble al cromato de plata. La parte izquierda de esta figura muestra las fibras colaterales de la substancia blanca; la derecha contiene las fibras probablemente terminales llegadas del alveo y arborizadas en b; A, alveo; B, capa de las células polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum*; E, *lucunosum*; F, *molecular*; a, fibra nerviosa terminal; c, colaterales de la substancia blanca.

blanca (fig. 8a) exhibían un cilindro-eje ascendente (véase más adelante). En fin, en muchas células no pudo ser determinada la marcha del cilindro-eje, á consecuencia de la complicación de las fibras nerviosas que cruzan esta parte del asta de Ammon.

B. La subzona superior de la capa de las células polimorfas,

es mucho más espesa, y por su aspecto podría llamarse *zona plexiforme*. Es el punto de reunión de los penachos inferiores de las pirámides y de las colaterales de los cilindros-ejes de estas. Contiene también, conforme á la descripción de Schaffer, células especiales que cabe distinguir en tres especies: células de cilindro-eje ascendente, células de cilindro-eje descendente, células de cilindro-eje horizontal, extensa y profusamente arborizado entre las pirámides.

1. *Las células de cilindro eje ascendente* han sido descubiertas por Schaffer, quien con buen acuerdo las ha identificado con las que Martinotti y nosotros describimos en la corteza típica. Trátase de células generalmente poco voluminosas, ya fusiformes, ya triangulares, situadas acá y allá, en todo el espesor de la zona que estudiamos, aunque prefiriendo las porciones vecinas á la capa de las pirámides. Sus expansiones protoplásmáticas caminan ora horizontales, ora descendentes, dividiéndose y perdiéndose, de preferencia, en la proximidad de la substancia blanca. Estas expansiones son rugosas y aparecen provistas de espinas cortas para adaptarse á las colaterales que cruzan por el *stratum oriens*.

Tocante al comportamiento del cilindro-eje ascendente hay que distinguir dos variedades: 1.^a Células cuyo cilindro-eje ascendente se ramifica y consume en lo alto de la zona molecular, al nivel sobre todo de las fibras meduladas horizontales (*stratum lacunosum*). Estas células indicadas por Schaffer son, á nuestro juicio, poco abundantes; pues en unas 30 impregnaciones del asta de Ammon del conejo y conejillo de Indias, sólo se nos han mostrado 8 ó 10 bien caracterizadas (fig. 4 A). 2.^a Células cuyo cilindro-eje ascendente se arquea á distintas alturas del espesor de la zona suprapiramidal ó radiada, para acabar ramificándose entre las pirámides subyacentes. Este tipo interesante, es más común que el precedente y ha sido impregnado aunque incompletamente por Schaffer, quien no ha logrado ver, á juzgar por sus dibujos, ni la terminación de la expansión nerviosa, ni la de las numerosas colaterales descendentes. Como puede verse en la figura 4. B, C y E, el cilindro-eje parte de lo alto de la célula, cruza verticalmente la capa de las pirámides, y, á nivel variable del *stratum radiatum*, traza un arco más ó menos abierto, para descender en línea recta y paralelamente á sí mismo hasta la zona de las pirámides ó hasta lo

alto del *stratum oriens*. Este cilindro-eje acaba por una espléndida arborización de fibras horizontales ó recurrentes que pene-

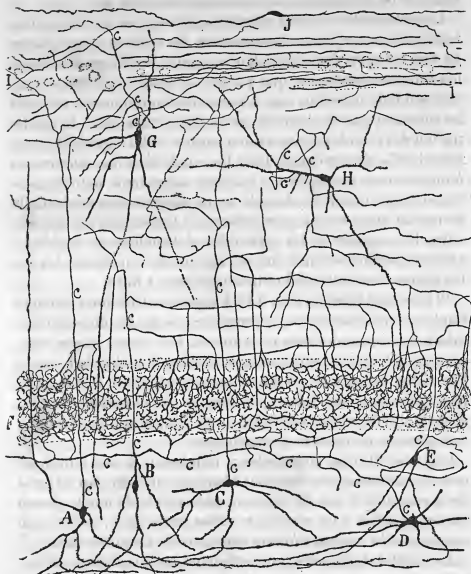


Fig. 4. Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. Método de Cox y de Golgi. A, célula cuyo cilindro-eje ascendente se termina en el *stratum lacunosum*; B, C, E, células cuyo cilindro-eje arciforme se termina en plexos nerviosos interpiramidales; F, capa de las pirámides con el plexo nervioso intercelular; G, H, dos células de cilindro-eje corto del *stratum radiatum*; I, Fibras horizontales del estrato lacunoso; J, célula fusiforme, sin expansiones nerviosas, de la zona molecular. (La letra c, quiere decir cilindro-eje.)

tran entre los cuerpos de las pirámides y constituyen en torno de estas un plexo riquísimo de ramúsculos flexuosos y fuerte-

mente varicosos. Algunas ramas pueden perderse también en la subzona plexiforme del *stratum oriens*, aunque esta disposición debe considerarse como excepcional (fig. 4).

Las colaterales de estos cilindros-ejes ofrecen un curso y una terminación por demás interesantes. De lo alto del arco parten ya una ó dos ramitas ascendentes, que se ramifican por lo alto del *stratum radiatum* y que pueden alcanzar el *stratum lacunosum* donde marchan más ó menos horizontalmente. Schaffer ha tomado equivocadamente estas colaterales como la terminación del cilindro-eje, sin duda porque no ha logrado impregnar el tallo descendente. Pero las colaterales más numerosas é importantes proceden del trayecto ascendente del cilindro-eje, del que nacen en ángulo recto, apartándose horizontalmente un buen trecho para descender bruscamente y acabar, entre los cuerpos de las pirámides, á beneficio de tupidas y varicosas arborizaciones que se juntan á las suministradas por las ramas terminales del cilindro-eje (fig. 4 B, C).

El plexo así formado (fig. 4 F), á cuya construcción colaboran también otros elementos, representa una de las disposiciones más interesantes del asta de Ammon; este plexo puede compararse solamente, en cuanto á riqueza y proligidad con el que rodea las células de Purkinge del cerebelo. Las mejores impregnaciones del mismo obtiéndense con el método de Cox; el de Golgi lo revela también, pero con menos constancia y casi siempre de manera fragmentaria.

Como las fibrillas colaterales y terminales de los cilindros-ejes que acabamos de describir abarcan una zona tan extensa de la corteza del asta de Ammon, cada célula de donde parten puede, merced á los citados ramillos terminales, ponerse en comunicación con un número considerable de pirámides.

Las células de cilindro-eje descendente son fusiformes ó triangulares y representan pirámides dislocadas. Raras en número en la proximidad de la fimbria, son más frecuentes en las cercanías del *subiculum*. Sus expansiones protoplasmáticas inferiores se ramifican y terminan en el *stratum oriens* ó zona plexiforme, en tanto que el tallo cruza la línea de las pirámides y se termina por un penacho espinoso en lo alto de la zona molecular. Respecto al cilindro-eje, se comporta como el de las pirámides, desciende más ó menos oblicuamente y se continúa con una fibra del álveo, después de suministrar,

para la zona de las células polimorfas, algunas colaterales.

Las células de cilindro-eje horizontal pertenecen á las células de Golgi, y es probable hayan sido vistas por Sala y Schaffer aunque en impregnaciones incompletas. Yacen en todo el espesor de la zona de las células polimorfas, pudiendo residir algunas hasta en el espesor de la substancia blanca; pero en general, ocupan la parte media ó superior del *stratum oriens*. Caracterízanse estos corpúsculos por su gran estatura, su forma estrellada y la orientación radiada de sus expansiones protoplasmáticas que alcanzan gran longitud y exhiben un aspecto fuertemente varicoso. Entre estos apéndices se halla siempre uno ó dos ascendentes muy varicosos que, cruzando la zona superpuesta, ganan la capa molecular donde terminan ora sin ramificarse, ora dividiéndose muy sobriamente en ramos arrosariados. Las expansiones protoplasmáticas descendentes tienden á orientarse paralelamente al álveo, alcanzando una gran extensión, sin mostrar nunca el aspecto espinoso propio de las expansiones de las pirámides.

El cilindro-eje posee una disposición sumamente interesante: es grueso, y marcha ya horizontal, ya oblicuamente, descomponiéndose luego en varias ramas gruesas, que divergen en todos sentidos, aunque propendiendo á ascender hacia la zona de las pirámides. La enorme extensión recorrida por estas ramas y su orientación divergente é irregular explican que muy rara vez aparezcan en los cortes teñidas por entero; no obstante, es muy frecuente sorprender el curso y comportamiento terminal de una ó dos de las mencionadas gruesas ramas, como podrá notarse en las células a, b, d, representadas en la fig. 5. Semejantes ramas, en vez de disminuir de diámetro á medida de su alejamiento del origen, se espesan y tornan varicosas, subiendo oblicuamente hasta la zona de las pirámides, por debajo de la que corren horizontalmente un gran trecho. En su curso horizontal emiten un gran número de colaterales verticales, flexuosas y varicosas, las cuales, en unión de las ramitas finales en que se resuelven las ramas horizontales, forman un plexo nervioso apretadísimo, en cuyas mallas se alojan los cuerpos de las células piramidales. A este plexo colaboran, como ya hemos expuesto anteriormente, los ramitos terminales de la prolongación funcional de las células de cilindro-eje ascendente.

En general, nos ha parecido que estas últimas células proveen la porción superior del plexo, mientras que la inferior provendría de los corpúsculos de cilindro-eje horizontal.

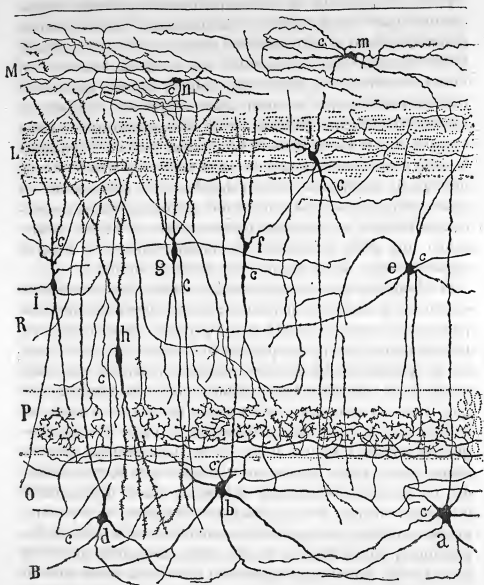


Fig. 5.—Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. Método de Cox. a, b, d, células de cilindro-eje horizontal; e, f, células de cilindro-eje corto para el *stratum radiatum*; g, h, pirámides dislocadas; i, célula cuyo cilindro-eje suministra ramas para el plexo interpiramidal; j, célula de la capa lacunosa; m, n, dos pequeñas células del *stratum moleculare*. (La letra c, en ésta como en otras figuras, marca la expansión nerviosa de toda célula.) B, substancia blanca; O, *stratum oriens*; P, capa de las pirámides; R, *stratum radiatum*; L, *stratum lacunosum*; M, *stratum moleculare*.

4.^a CAPA Ó DE LAS PIRÁMIDES (corresponde á la zona de las pirámides grandes y pequeñas de la corteza típica).—Los corpúsculos de esta zona fueron bien descritos por Golgi, quien puso primeramente de manifiesto sus dos especies de expansiones protoplasmáticas á saber: las ascendentes ó ramas, y las descendentes ó raíces; así como las propiedades del cilindro-eje que logró seguir hasta la substancia blanca. Los estudios posteriores de L. Sala y Schäffer han confirmado los asertos del histólogo de Pavía, y añadido algunos detalles importantes.

En el conejo, conejillo de Indias y ratón, la capa de las pirámides es espesa, aparece correctamente limitada de las zonas limítrofes y contiene tres ó cuatro hileras de cuerpos celulares, entre los cuales no existe más espacio que el necesario para contener el plexo nervioso antes descrito. En el hombre los cuerpos celulares yacen á distancia, constituyendo una zona amplia, mal limitada, que recuerda completamente las de las pirámides grandes y medianas del cerebro.

Por punto general, las hileras más altas de esta zona contienen células más pequeñas que las más bajas, por lo que no es irracional pensar con Schaffer que en esta parte del asta de Ammon están representadas las pirámides pequeñas y grandes de la corteza típica.

Los caracteres generales de las pirámides del asta de Ammon recuerdan los de las del cerebro, pero discrepan de estas por dos caracteres morfológicos: el alargamiento fusiforme ú ovoídeo del cuerpo protoplasmático, y la falta de colaterales protoplasmáticas de éste. En cambio, los apéndices basilares adquieren gran desarrollo, constituyendo un penacho descendente que ingresa en el *stratum oriens*, donde se pone en relación con el plexo de fibrillas colaterales de esta zona. El tallo ascendente se conserva indiviso hasta que llega á la *zona radiada*; una vez en ella suministra numerosos apéndices colaterales y, á diversas alturas del asta de Ammon, se descompone en un penacho de fibras divergentes que pueden remontar hasta el límite superior de la corteza (*stratum moleculare*). Tanto el penacho protoplasmático inferior, como el tallo y penacho en que éste se resuelve, contienen fibras varicosas y fuertemente espinosas, circunstancia ya indicada por Schaffer, y que ha servido á este sabio para establecer un estrecho paralelo entre las pirámides del asta de Ammon y las de la

corteza típica, donde nosotros descubrimos las espinas colaterales. Por lo demás, la existencia de estos cortos apéndices colaterales, marca siempre la presencia en torno de las fibras protoplasmáticas de numerosas arborizaciones nerviosas terminales.

El cilindro-eje brota, ya del cuerpo, ya de una gruesa expansión protoplasmática, des-

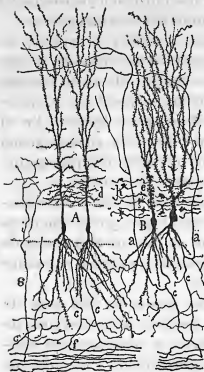


Fig. 6.—Células piramidales del asta de Ammon. A, células pequeñas ó de la región superior; B, células grandes ó de la región inferior del asta de Ammon; a, colaterales gruesas ascendentes; c, cilindros-ejes; e, excrescencias del tallo de las gruesas pirámides; d, ramitas espinosas del tallo de las pequeñas; f, colateral fina para la sustancia blanca; g, una colateral emanada de fibras del álveo; h, fibras musgosas en relación con las gruesas pirámides.

ciende más ó menos oblicuamente y se continúa con una fibra nerviosa del álveo, no sin haber suministrado antes, durante su curso por el *stratum oriens*, dos, tres ó más colaterales ramificadas y terminadas entre las células polimorfas. La reunión de estas colaterales, así como de muchas ramitas emanadas de las células sensitivas de Golgi, da lugar á la formación en el *stratum oriens* de un plexo nervioso tupidísimo que se complica todavía por su mezcla con algunas colaterales llegadas de la sustancia blanca.

En general, cuando dicho cilindro-eje aborda la sustancia blanca, se continúa con un tubo de ésta por simple acodamiento (fig. 6); pero en algunos casos se aprecia claramente una bifurcación en ramas desiguales: la más delgada, con aspecto de colateral, dirígese hacia arriba y adentro; la más espesa

continuación del cilindro-eje, camina en dirección contraria, ó al menos bastante distinta. Es preciso no confundir la fibra fina de bifurcación con aquellas colaterales más profun-

das que el cilindro-eje envía á la trama del *stratum oriens*. Estas se pueden seguir siempre en el espesor de éste, sorprendiéndose su terminación por arborizaciones libres; mientras que aquella, después de descender profundamente en el álveo se continúa con una de las fibras finas meduladas que lo constituyen. La mencionada bifurcación sólo la hemos hallado hasta ahora en algunas pirámides de la región superior del asta de Ammon.

Esto en cuanto á los caracteres comunes de las pirámides. Pero si se examinan atentamente las células de esta especie que habitan en cada semi-caña del asta de Ammon (regiones superior é inferior), pronto echaremos de ver algunos signos diferenciales.

Las *pirámides de la región inferior*, alcanzan, como ya demostró Golgi, una estatura mayor, y exhiben, conforme se aproximan al hileo de la *fascia dentata* un cuerpo más irregular y unos penachos protoplasmáticos más cortos, recios y groseros. Otro carácter distintivo muy interesante, descubierto por Schaffer y de cuya exactitud podemos certificar, consiste en que, á corta distancia del arranque del cilindro-eje, emite éste una colateral tan espesa que á menudo representa una rama de bifurcación; este robusto ramo después de suministrar una ó dos ramillas que se arborizan en lo alto del *stratum oriens* (fig. 6 a) asciende por el *stratum radiatum*, gana el *lacunosum* y tórñase horizontal continuándose con una de las fibras nerviosas meduladas que cruzan esta parte del asta de Ammon (figuras 3 E y 2 E).

En la región subyacente á la fimbria la reunión de las colaterales ascendentes constituye un conjunto de hacecillos verticales, los cuales disóciánse, en cuanto abordan el *stratum radiatum*, continuándose sus fibras, en radios distintos, con los tubos medulados del referido estrato lacunoso. Un examen atento de estas colaterales durante su curso horizontal y superior, permite seguir las hasta cerca del *subiculum*, donde se terminan por ramificaciones libres que abarcan una extensión bastante considerable de la corteza. Es también posible advertir en buenas impregnaciones que, del curso horizontal de tales colaterales brotan, ya en ángulo recto, ya en ángulo agudo, finas ramitas que se arborizan de preferencia en la zona radiada subyacente y en el espesor del mismo estrato lacunoso. A favor

de las colaterales ascendentes, una gruesa pirámide de la región inferior del asta de Ammon puede ponerse en relación con infinidad de penachos protoplasmáticos de las pirámides de la región superior.

Otro carácter distintivo de las gruesas pirámides de la región inferior del asta de Ammon es el siguiente: el contorno del cuerpo y tallo ascendente, en aquella parte en que se pone en relación con los cilindros-ejes de la *fascia dentata*, exhibe excrecencias colaterales groseras, verdaderas berrugas que dejan entre sí escotaduras destinadas á alojar los mencionados cilindros-ejes (fig. 6 e). Estas excrecencias faltan en los cuerpos y tallos periféricos de las pirámides de la región superior, lo que nada tiene de extraño, pues no se conexionan con fibras gruesas sino con finísimas colaterales; en su lugar, estos tallos ofrecen multitud de expansiones protoplasmáticas cortas, nacidas ya oblicua ya perpendicularmente, y bordeadas de espinas delicadas (fig. 6 d).

¿Existen colaterales ascendentes en los cilindros-ejes de las pirámides de la región superior del asta de Ammon? No es raro ver, en impregnaciones bien correctas de esta parte de la corteza, y al nivel de la zona de las pirámides, multitud de fibrillas nerviosas, finas, flexuosas que, remontando á la zona radiada inmediata, acaban por algunas ramificaciones de gran delicadeza. El origen de estas fibras, que ya mencionamos más atrás, no parece estar en el trayecto vertical de los cilindros-ejes de dichas pirámides, sino en los tubos de la substancia blanca, es decir, en el trayecto horizontal, á lo largo del álveo, de las expansiones nerviosas de los mencionados corpúsculos.

Cuando se examina la zona de las células polimorfas, la de los corpúsculos piramidales y el *stratum radiatum*, en cortes del asta de Ammon teñidos por el método de Weigert-Pal, se aprecian coincidencias y discordancias con las preparaciones ejecutadas por el método de Golgi. Desde luego se advierte que los cilindros-ejes de las pirámides poseen una vaina de mielina que, en muchas células, no comienza sino hacia la parte media del *stratum oriens*. Aparecen cubiertos asimismo de una vaina medular el trayecto ascendente de la expansión nerviosa de las células de cilindro-eje ascendente, y el tronco y ramas gruesas más ó menos horizontales de la prolongación funcional de los corpúsculos de cilindro-eje horizontal. En

cambio, carecen de mielina las colaterales finas de todos estos cilindros-ejes y el plexo nervioso tupidísimo de la zona de las pirámides (fig. 7). De las colaterales ascendentes, las voluminosas nacidas de la región inferior del asta de Ammon y debajo de la fimbria poseen vaina de mielina, mientras que las finas colaterales de la región superior están exentas de dicha envoltura.

En el trayecto de la mielina se ven constantemente interrupciones correspondientes á las estrangulaciones de Ranvier.

5.ª CAPA Ó STRATUM RADIIATUM.—Esta zona junto con las subsiguientes, llamadas *stratum lacunosum* y *stratum moleculare* representan la capa más superficial ó molecular de la corteza típica.

El estrato radiado constituye una faja concéntrica limitada por arriba por el *stratum lacunosum* ó substancia blanca intermedia del asta de Ammon, y hacia abajo por la zona de las pirámides (figura 7 E). En esta región se observan los tallos periféricos de las pirámides, de cuya reunión así como del entrecruzamiento de sus ramas colaterales espinosas se forma un riquísimo plexo protoplasmático. Este plexo ha sido bien estudiado por Golgi, Sala y Schaffer cuyas opiniones, sin embargo, no concuerdan completamente en lo relativo á la disposición terminal de las ramas protoplasmáticas. Los dos primeros

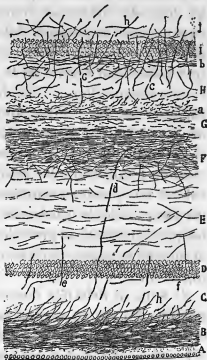


Fig. 7. — Corte del asta de Ammon y fascia dentata del conejillo de Indias. Método de Weigert-Pal. A, epitelio; B, *alveus*; C, *stratum oriens*; D, capa de las pirámides; E, *stratum radiatum*; F, *stratum lacunosum*; G, *stratum moleculare*; H, zona molecular de la fascia dentata; I, capa de los granos; a, fibras noduladas del tercio externo de la zona molecular de la fascia dentata; b, plexo horizontal supragranular; c, cilindros-ejes ascendentes partidos de la capa de células polimorfas de la fascia dentata; d, cilindro-eje que desciende al *alveus*; e, cilindros-ejes ascendentes de células yacentes en la capa de las células polimorfas; f, fibras nerviosas de las células de cilindro-eje horizontal.

sabios suponen que las ramas protoplasmáticas alcanzan la superficie del *stratum moleculare*, poniéndose en relación con la neuroglia y vasos capilares; en tanto que Schaffer, que no ha logrado confirmar semejante conexión, afirma que las expansiones terminales del tallo ganan el estrato molecular donde marchando, ya horizontal, ya oblicuamente, acaban por una nudosidad vecina de la *fascia dentata*. Nuestras observaciones concuerdan con las de Schaffer con ligeras diferencias. En general, las ramas protoplasmáticas terminales del tallo de las pirámides se acumulan en la zona molecular y *lamina medullaris involuta*; pero una gran parte de estas ramas, así como la totalidad de las colaterales nacidas del trayecto vertical del tallo, acaban también á distintos niveles del espesor de las zonas *radiada* y *lacunosa*. Las más bajas de estas colaterales protoplasmáticas proceden del tallo ó tallos ascendentes en el momento mismo en que estos abordan el *stratum radiatum* (fig. 6 d).

Ni Sala ni Schaffer describen células nerviosas en la zona radiada. No son en verdad muy abundantes pero existen constantemente, pudiéndose distinguir cuatro especies.

1. *Pirámides dislocadas*.—Son células ovoideas ó piramidales de dirección análoga á la de las pirámides subyacentes con una ó varias ramas descendentes para el *stratum oriens*, con un tallo vertical ramificado en lo alto de los estratos lacunoso y molecular, y un cilindro-eje vertical que se pierde en el *alveus*. En la figura 5, h, g, el cilindro-eje procedía de lo alto del cuerpo celular, arqueándose luego para tomar curso descendente.

2. *Células estrelladas ó triangulares* (fig. 5 e, f).—Yacen en todo el espesor del *stratum radiatum* y son más abundantes que las anteriores; de su cuerpo brotan tres, cuatro ó más prolongaciones protoplasmáticas divergentes que presentan abundantes dicotomías y un aspecto fuertemente varicoso. Las más robustas de estas expansiones suelen extenderse paralelamente á la corteza, recorriendo gran distancia, y no faltan tampoco ramas descendentes susceptibles de llegar, cruzada la zona de las pirámides, hasta el *stratum oriens*. El cilindro-eje procede comunmente de un lado del cuerpo ó de una espesa rama protoplasmática, y dirigiéndose ya oblicua, ya horizontalmente, se descompone en una extensa arborización nerviosa de fibras finas, varicosas, sin orientación determinada, acabadas libre-

mente en el espesor del *stratum radiatum*. En la célula representada en e, fig. 5, la terminación del cilindro-eje no pudo ser determinada pues ó aparecía éste cortado ó incompletamente teñido; pero en otros elementos, por ejemplo, en los representados en H y G, fig. 4, se podía seguir fácilmente toda la arborización terminal. Algunas de las fibrillas nerviosas terminales del cilindro-eje de la célula G, se perdían en el espesor del *stratum lacunosum*.

3. *Células triangulares ó fusiformes* provistas de expansiones descendentes prolongadas hasta el *stratum oriens*, de apéndices ascendentes que se ramifican profusamente alcanzando la capa molecular, y de un cilindro-eje ascendente, el cual, llegado al *stratum lacunosum*, se descompone en ramillas varicosas en gran parte horizontales. Estos corpúsculos se podrían considerar como idénticos á los de la zona lacunosa (véase más adelante), sólo que se habrían dislocado de su residencia habitual, descendiendo más ó menos en la capa subyacente (figura 8 e, f).

4. *Células de cilindro-eje descendente*, para la zona de las pirámides. En ciertas células fusiformes ó triangulares, el cilindro-eje después de emitir ramitas que se consumen en la zona radiada, desciende verticalmente para arborizarse en la capa de las pirámides, colaborando al plexo nervioso tupido que aquí existe (fig. 8 d, g y fig. 5, i). Algunas veces, una ó varias ramillas nerviosas parecen ramificarse en lo más bajo del *stratum oriens* (fig. 8 g). En otros casos, la expansión nerviosa, antes de bajar y ramificarse, puede remontar hasta la zona lacunosa á la que provee de algún ramillo (fig. 5, i).

Para terminar el estudio del presente estrato, añadiremos que contribuyen á complicarlo multitud de fibras nerviosas, entre las cuales deben mencionarse: 1.^a Las ramitas colaterales de los cilindros-ejes de las células de expansión nerviosa ascendente; 2.^a, ramillas finas emanadas de las colaterales gruesas ascendentes que marchan por el *stratum lacunosum*; 3.^a, ramificaciones de la expansión funcional de las células estrelladas especiales habitantes en el *stratum radiatum*; 4.^a, ramificaciones de las colaterales finísimas ascendentes que se advierten en la región superior del asta de Ammon; 5.^a, ramificaciones colaterales terminales de cilindros-ejes ascendentes arribados de la sustancia blanca ó *alveus* (véase fig. 3 a, g).

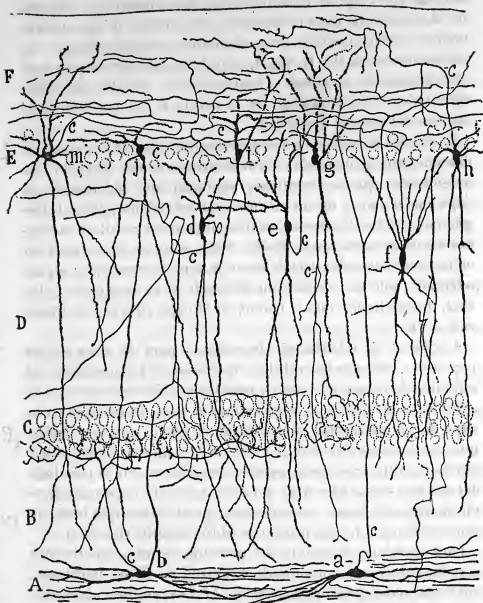


Fig. 8.—Corte del asta de Ammon del conejo de diez días. Método al cromato de plata. Impregnación doble. A, substancia blanca; B, capa de las células polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum*; E, *stratum lacunosum*; F, *stratum moleculare*; a, célula de cilindro-eje ascendente; b, otra de cilindro-eje arborizado entre las pirámides; d, célula cuyo cilindro-eje da ramas al plexo nervioso interpiramidal; e, f, células cuyo cilindro-eje se pierde ramificándose en el *stratum lacunosum*; j, i, h, m, células del *stratum lacunosum*, cuyo cilindro eje se arboriza en éste y en el *stratum moleculare*; g, célula cuyo cilindro-eje descendente suministra ramas para el plexo interpiramidal.

6.^a STRATUM LACUNOSUM (*stratum medullare medium*).—Encierra esta capa células irregularmente dispuestas, y numerosas fibras meduladas concéntricas al asta de Ammon.

a. **Fibras nerviosas.**—Constituyen haces paralelos que, arrancando de la zona inferior del asta de Ammon, se prolongan hasta el *subiculum*. Dichas fibras sólo se disponen en capa independiente en la región superior del asta de Ammon, es decir, por encima de la fimbria; al nivel de ésta y en la región inferior ocupan indistintamente todo el intervalo que separa el estrato de las pirámides de la capa de corpúsculos polimorfos de la *fascia dentata*.

El origen de estas fibras es múltiple. El cromato de plata demuestra, como ha probado Schaffer, que una buena parte de ellas representa un grupo de colaterales ascendentes nacidas del trayecto vertical de los cilindros-ejes de las gruesas pirámides (región inferior del asta de Ammon). Otra procedencia, también señalada por dicho sabio, es el conjunto de ramificaciones terminales de los cilindros-ejes ascendentes de los elementos del *stratum oriens*.

Nuestras observaciones están de acuerdo con las de Schaffer. No obstante, vamos á añadir algunos detalles. Las fibras que toman participación en la construcción del estrato lacunoso son numerosas. Pueden contarse desde luego las siguientes especies: 1.^a Hebras colaterales finísimas ascendentes, procedentes de la substancia blanca del *alveus*. Una parte de ellas se ramifica y pierde en el *stratum oriens*, ó entre los cuerpos de las pirámides, pero otra porción se prolonga más arriba, ingresando en los fascículos de la zona lacunosa. Estas colaterales se hallan en ambas regiones (superior é inferior) del asta de Ammon, pero son particularmente numerosas en la inferior, sobre todo al nivel del hileo. Es de notar que las colaterales de esta última región llenan toda la zona radiada, lacunosa y molecular, es decir, que no constituyen un estrato fibrilar especial, como el de la región superior y borde anterior del asta de Ammon. Véase la figura 14, donde se ha representado el conjunto de las colaterales de la región inferior incluyendo también las fibras de Schaffer (colaterales gruesas). 2.^a Colaterales espesas nacidas exclusivamente en la región inferior del asta de Ammon, del trayecto vertical de los cilindros-ejes de las gruesas pirámides. Tales fibras bien descritas por Schaffer,

son en número de una ó dos por expansión funcional, se ramifican en el espesor del *stratum radiatum* ó más arriba, de modo que, á menudo, una colateral forma dos ó más ramillas de los manojos del *stratum lacunosum*. 3.^a Fibras nerviosas terminales llegadas de la substancia blanca. Estas fibras son también espesas y suelen suministrar colaterales para el *stratum oriens*, y zona radiada. Sus ramificaciones finales, al nivel del estrato lacunoso, suelen ser varicosas y forman un plexo tupido que rodea los corpúsculos yacentes en esta zona (fig. 3, b). 4.^a Ramas terminales de aquella variedad de cilindros-ejes ascendentes que no suministran colaterales para el plexo interpiramidal. Distingúense estas fibras por lo espesas, por no emitir ramificaciones en el estrato de las células polimorfas, y por acabar generalmente á favor de una bifurcación, cuyas ramas marchan en dirección opuesta por el plano del estrato lacunoso (véanse las células *a*, fig. 8 y *A*, fig. 4). 5.^a Fibras nerviosas terminales de los corpúsculos nerviosos de la zona radiada, cuya expansión funcional es ascendente (fig. 8 e, f). 6.^a Fibras nerviosas terminales de los elementos residentes en el *stratum lacunosum*.

Como se ve, la construcción de la zona lacunosa es muy compleja, bastante más de lo que resulta de la descripción de Sala. Para este sabio las fibras paralelas de semejante estrato representarían en su mayoría la continuación de los cilindros-ejes de aquellas células piramidales gigantes que residen en el hileo. Tras un curso variable, estas expansiones nerviosas podrían bajar y prolongarse con los tubos del *alveus* y fimbria. Este aserto nos parece ser una equivocación nacida verosíblemente de haber tomado por cilindros-ejes de pirámides las robustas colaterales ascendentes de la región inferior del asta de Ammon (colaterales de Schaffer).

b. **Células nerviosas** (fig. 8 m, i, h).—Estos corpúsculos son muy numerosos y se disponen en una faja irregular concéntrica al asta de Ammon y entremezclada de fibras meduladas. Su forma es, por lo común, triangular, con la base hacia arriba, pero afectan también, á menudo, configuración estrellada. De sus ángulos parten expansiones protoplasmáticas descendentes y ascendentes. Las primeras proceden generalmente de un tallo grueso común que se bifurca á poco trecho de su arranque; otras veces nacen separadamente del ángulo inferior de la cé-

lula; y, de todos modos, descienden casi en línea recta por la zona radiada, cruzan la de las pirámides, y se terminan en el *stratum oriens*, después de alguna dicotomía. Las segundas parten de lo alto de la célula y divergen para hacerse más ó menos horizontales en el mismo espesor de la zona lacunosa. Sus últimas ramitas, nunca muy largas, acaban ya en esta zona, ya en la molecular inmediata, ya en ambas.

El cilindro-eje procede, á menudo, de un lado del cuerpo y, extendiéndose más ó menos horizontalmente entre las fibras nerviosas de la capa lacunosa, se termina en el espesor de ésta, por una extensa arborización de hebras divergentes, en gran parte horizontales. Muchas de estas fibras toman parte en la construcción de los manojos horizontales de la capa lacunosa; otras ascienden para terminar á distintas alturas de la molecular. Cuando el cilindro-eje es muy largo y grueso, rara vez aparece entero en un corte; generalmente, antes que se resuelva en la arborización terminal, resulta seccionado, ocupando el mismo nivel que las células antedichas. Hemos visto alguna vez ciertos elementos cuyo cilindro-eje se reparte en la zona de las pirámides (fig. 8 g). Estos corpúsculos nos parecen ser idénticos á los que, con el nombre de células de cilindro-eje descendente, hemos descrito en el *stratum radiatum*.

Por lo demás, las células de la capa lacunosa son difíciles de impregnar, y, cuando lo son, es raro que pueda enteramente perseguirse el curso de la expansión funcional.

En los cortes del asta de Ammon del conejillo de Indias y conejo común, previa coloración por el método de Weigert, no es raro ver descender de la zona lacunosa algún tubo nervioso robusto interrumpido por dos ó tres estrangulaciones y prolongado hasta el álveo. Estos tubos que residen de preferencia en la región superior del asta de Ammon ¿corresponden á algún cilindro-eje ascendente partido de células del estrato de los corpúsculos polimorfos, ó representan más bien expansiones nerviosas terminales llegadas de la substancia blanca y nacidas de células de asociación? No podemos actualmente pronunciarnos sobre este punto, aunque estimamos más verosímil la última opinión (fig. 7 d).

7.^a STRATUM MOLECULARE.—Es la zona más superficial del asta de Ammon, y el paraje donde se terminan las expansiones más altas del penacho de las pirámides.

Contiene esta capa además de multitud de fibras nerviosas cuyo origen es difícil de establecer, dos tipos de células: estrelladas y fusiformes.

a. *Las células estrelladas* son pequeñas y emiten varias expansiones protoplasmáticas delgadas, fuertemente varicosas, que se extienden en todos sentidos, particularmente en el paralelo á la corteza.

El cilindro-eje es fino, recorre más ó menos horizontalmente una parte del estrato, y se resuelve en una riquísima arborización terminal de hilos finos, varicosos, preferentemente orientados en el sentido de la capa molecular (fig. 5, n, m). La célula representada en n, fig. 5, exhibía una arborización nerviosa de gran riqueza; mientras la copiada en m, presentaba una ramificación mucho más simple.

Las células estrelladas del *stratum moleculare* han sido ya mencionadas por Schaffer, quien figura una de ellas provista de una expansión nerviosa ramificada en lo alto de dicha zona (*lamina medullaris involuta*).

b. *Las células fusiformes* son delgadas, se extienden paralelamente á la zona molecular y corresponden probablemente á las fusiformes pluripolares que nosotros describimos en la corteza típica. El carácter más notable de estos elementos consiste en que sus dos tallos polares se adelgazan sucesivamente suministrando ramitas que afectan, á medida que se alejan de su origen, el aspecto de fibrillas nerviosas (fig. 4 J).

Por lo demás, semejantes células son rarísimas en el asta de Ammon, hasta el punto que sólo hemos logrado encontrar dos bien caracterizadas, en algunos centenares de cortes bien impregnados. La representada en la fig. 4 J era típica y residía en la porción superior del *stratum moleculare*.

La parte más superficial de la capa molecular ha tomado el nombre de *hoja nuclear* ó *lamina medullaris involuta*. Esta porción contiene fibras medulares que en las preparaciones ejecutadas según el método de Weigert, constituyen una capa de cada vez más espesa, á medida que se aproxima al subículo. En la proximidad de éste, las fibras meduladas de la capa lacunosa y las de la hoja nuclear se juntan, y la corriente espesa que resulta se prolonga con la masa de fibras meduladas de la capa molecular del subículo.

Las fibras de la hoja nuclear provienen, según Schaffer, de

tres partes: del *subiculum*, de las ramas más altas de los cilindro-ejes ascendentes y de las arborizaciones nerviosas de las células estrelladas de la capa molecular. Los dos orígenes primeros son positivos, según resulta de nuestras observaciones; en cuanto al tercero, lo juzgamos dudoso, pues no es de creer que posean vaina espesa de mielina las últimas ramitas de las delicadas arborizaciones nerviosas de las células mencionadas. La corriente principal dimana verosímilmente del *subiculum*, pues como ya veremos más adelante, la parte superior de este órgano aparece surcada por cilindro-ejes ascendentes que, después de abordar la zona molecular, ingresan en el asta de Ammon, ramificándose repetidamente á lo largo de la *lamina-medullaris involuta*.

II.

Fascia dentata.

Como ya expusimos más atrás, la fascia dentada debe estimarse como una faja acanalada de corteza cerebral sobreañadida á la zona molecular del asta de Ammon, y de tal modo dispuesta, que abraza por su concavidad el remate ó borde delgado de este último cuerpo. (Véase la fig. 2.ª)

Consta la fascia dentada de las tres capas fundamentales de la corteza típica y del asta de Ammon: *la zona molecular ó externa*, *la de los granos* (correspondiente á las pirámides del cerebro), y *la zona de células polimorfas*.

ZONA MOLECULAR (fig. 9 A).—Es la más excéntrica de las que componen la fascia dentata y, de conformidad con todas las zonas que llevan dicho nombre, se compone de dos especies de fibras íntimamente entremezcladas: expansiones protoplasmáticas espinosas nacidas en células subyacentes, y fibrillas nerviosas terminales. Encierra además corpúsculos nerviosos especiales, una de cuyas variedades ha sido señalada por L. Sala.

Los corpúsculos nerviosos que nosotros hemos logrado observar son:

a. **Células triangulares ó granos dislocados**.—Estos corpúsculos semejan enteramente á los que forman el *stratum granu-*

losum subyacente, salvo que son triangulares ó semilunares y habitan en planos diversos de la zona molecular (fig. 10 a). De la parte exterior del cuerpo brotan tres ó más apéndices ascendentes que se pierden en dicha capa, después de mostrar en su contorno fuertes desigualdades y, en ciertos puntos, verdaderas espinas. El *cilindro-eje* desciende unas veces directamente, otras traza antes un escalón horizontal extenso encima de la capa granulosa, para bajar luego de un modo vertical á través de los granos y continuarse, en definitiva, como la expansión nerviosa de los granos, es decir, con una fibra musgosa de la zona lucida ó suprapiramidal (fig. 10 a). Cuando el grano dislocado yace en nivel bastante alto, como se puede ver en la fig. 12 a, no es raro que el cilindro-eje suministre en plena zona molecular algunas colaterales que se ramifican y consumen en el tercio inferior de ésta.

b. **Células de cilindro-eje corto.**—Deben distinguirse en superficiales y profundas:

Las *superficiales* son piriformes, ovoideas ó fusiformes, de talla diminuta, exhibiendo finas expansiones protoplasmáticas en su mayor parte horizontales y descendentes (fig. 9 f, g, h). La *prolongación nerviosa*, sumamente fina, se termina á poca distancia en la parte externa de la zona molecular, á beneficio de una arborización delicada y de corta extensión. Una de estas células ha sido representada por Sala en la lámina anexa á su trabajo.

Las *células profundas* son más voluminosas, afectan una figura triangular ó estrellada y residen en la mitad inferior de la capa molecular (fig. 9 e). Sus ramas protoplasmáticas divergen en todos sentidos, dicotomizándose sucesivamente; entre ellas es frecuente ver una ó dos expansiones descendentes que, después de cruzar la capa de los granos, se dispersan y acaban en la zona de las células polimorfas. La expansión funcional, más robusta que la de los corpúsculos superiores, afecta una dirección variable, descomponiéndose en numerosas ramas finas y varicosas que se extienden por la zona molecular. La mayor parte de estas ramitas nerviosas marchan paralelamente á la *fascia dentata*, alcanzando notable longitud y contribuyendo á complicar el plexo nervioso que comprende todo el espesor de la zona molecular.

En general, todas las células de la capa molecular se distin-

guen por la delgadez de las expansiones protoplasmáticas y la carencia de apéndices espinosos ó de notables desigualdades en el contorno de estas. En ocasiones, la diferencia entre el

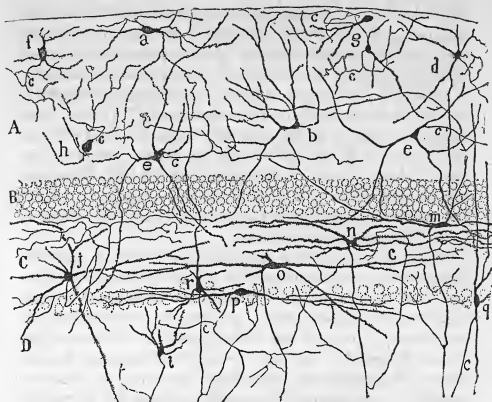


Fig. 9.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes, Método de Cox. a, pequeña célula de la capa molecular; f, g, h, e, células nerviosas de cilindro-eje corto; j, célula cuyo cilindro-eje corto se arborizaba en la capa de las células polimorfas; m, n, o, r, q, t, células de cilindros-ejes descendentes; p, célula fusiforme horizontal.

cilindro-eje y dichos apéndices es tan escasa, que cuesta trabajo pronunciarse acerca de su existencia; reconociéndose aquel más que por su delgadez y lisura, por la propiedad de emitir colaterales en ángulo recto. En muchos corpúsculos la expansión funcional no puede ser apreciada; sin embargo, no cabe excluir en este caso un defecto de impregnación (figuras 9 a, b, d). En suma, las células nerviosas de la capa molecular, exceptuando los granos dislocados, son los corpúsculos de los centros cuyo cilindro-eje es más corto y exhibe una arborización terminal más pobre.

CAPA DE LOS GRANOS Ó DE LAS CÉLULAS OVOIDEAS.—Consta

esta zona en los pequeños mamíferos (conejo, rata, etc.) de varias hileras de corpúsculos apretados, tan pobres en protoplasma que, en las preparaciones al carmín, apenas muestran otra cosa que los núcleos. Estos elementos representan morfológicamente los piramidales de la corteza típica y asta de Ammon, pero poseen también rasgos especiales que autorizan á estimarlos como una variedad de células nerviosas. Carecen, en primer término, de expansiones protoplasmáticas basilares, ó si las poseen (como ha indicado recientemente Schaffer) es sólo de manera excepcional; no muestran tampoco tallo protoplasmático radiado, por lo que el penacho terminal espinoso sufre una suerte de anticipación de origen, brotando del mismo cuerpo celular. Exceptúanse, no obstante, los granos más profundos, que son también los más exigüos, los cuales exhiben un verdadero tallo radial aunque exento de ramificaciones y de apéndices espinosos.

Por lo demás, nuestras observaciones tocante á la forma, dimensiones, comportamiento de los apéndices protoplasmáticos y nervioso de los granos, confirman plenamente las descripciones de Golgi, L. Sala y Schaffer. En concordancia con la opinión de este último sabio, nosotros no hemos visto nunca, al menos de manera regular y constante, las expansiones protoplasmáticas acumularse en torno de vasos ni enlazarse con filamentos de neuroglia; en general, las ramificaciones de dichas ramas se distribuyen y terminan en todo el espesor de la zona molecular, aunque la mayor parte llevan un curso más ó menos ascendente, y acaban junto al límite de la *fascia dentata*, en un paraje rico en vasos y en células neuróglas. Tales ramificaciones ostentan un aspecto fuertemente varicoso, ofreciendo en muchos sitios asperezas laterales espinosas ó claviformes, conforme ha descrito Schäffer, disposición que, por otra parte, no falta jamás en toda zona nerviosa donde se ponen en contacto apéndices protoplasmáticos con fibras nerviosas terminales ameduladas (véase fig. 10 A).

El cilindro-eje es descendente y fino, atraviesa flexuosamente la zona de las células polimorfas, gana en espesor al llegar á la capa molecular de las gruesas pirámides y, unas veces al nivel de estas y otras en un plano más superior, se continúa con una fibra musgosa horizontal (fig. 10 b).

No es raro ver dicho cilindro-eje dicotomizarse encima de

las gruesas pirámides del hileo, marchando cada rama en dirección opuesta: una de ellas (por lo común la más delgada)

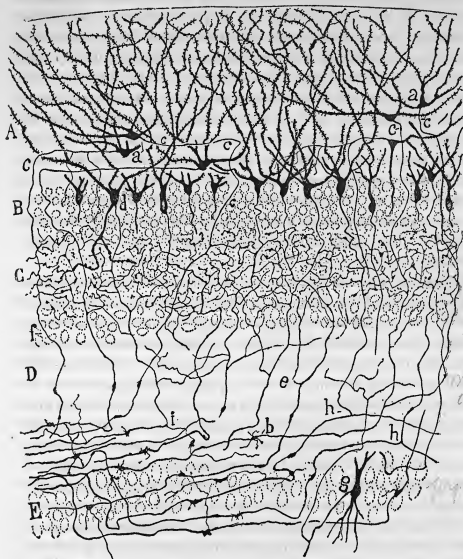


Fig. 10.—Corte de la *fascia dentata* y región del hileo del asta de Ammon. A, capa molecular; B, capa de los granos; C, zona plexiforme ó parte superior de la de las células polimorfas; D, capa molecular del asta de Ammon; E, capa de las gruesas pirámides de este órgano; a, grano dislocado; b, fibra musgosa; d, grano con expansión protoplasmática descendente; c, cilindros-ejes; e, colaterales ascendentes de los cilindros-ejes de los granos; f, cilindro-eje de un grano dislocado; h, bifurcación del cilindro-eje de los granos; i, fina rama colateral inferior de una de estas expansiones.

camina hacia el interior del hileo, perdiéndose entre los cuerpos ó tallos de dichas células; y la otra se extiende hacia fuera

ó sea en la dirección de la región anterior del asta de Ammon (h).

Durante el paso de este cilindro-eje por la mitad externa de la zona de las células polimorfas (capa plexiforme ó molecular profunda) suministra 4, 5 ó más colaterales finas, flexuosas, varicosas, en ocasiones engruesadas por fuertes granos y aun por verdaderas rosáceas. Semejantes colaterales, que han sido bien descritas por Golgi, Sala y Schaffer, constituyen en la porción externa de la capa de los corpúsculos polimorfos, un plexo tupidísimo (fig. 10 C) especialmente acumulado en torno de los elementos de esta zona. En el trayecto ulterior del cilindro-eje las colaterales son muy raras; con todo, alguna vez se las observa, advirtiéndose que siguen un curso recurrente, acabando por ingresar en la zona de los corpúsculos polimorfos para colaborar en la construcción del mencionado plexo (figura 10 e).

Como ha indicado L. Sala, el trayecto ulterior de estos cilindros ejes (desde la zona molecular de las gruesas pirámides del hileo en adelante) presenta un aspecto varicoso, sumamente característico. En buenas impregnaciones del asta de Ammon del conejo de ocho días ó del conejillo de Indias recién nacido, se echa fácilmente de ver que no se trata solamente de excrecencias redondeadas ó irregulares, sino de acúmulos protoplasmáticos ya triangulares, ya estrellados, de cuyos ángulos brotan, unas veces apéndices divergentes cortos y groseros, otras hilos finos bastante largos acabados á favor de una nudosidad. En suma, aquí vemos reproducida de manera perfecta (acaso menos acentuadamente) la disposición que nosotros descubrimos en ciertas fibras ramificadas, las llamadas *musgosas* del cerebelo; por lo cual en adelante y para evitar perifrasis aplicaremos esta misma designación á los cilindros-ejes de los granos de la *fascia dentata*. En algún caso, de dichos espesamientos parte una fibra descendente terminal que alcanza hasta la parte inferior del cuerpo de las gruesas pirámides, acabando libremente.

¿Dónde terminan las fibras musgosas de la *fascia dentata*?

Según L. Sala, dichas fibras dirígense hacia la parte gruesa del asta de Ammon, donde constituyen un robusto haz, que caminaría por encima de las pirámides gigantes, para bifurcarse al nivel del borde supero-anterior de la *fascia dentata* y

formar dos corrientes: una inferior, que se pierde en las fibras del *alveus* y fimbria; otra superior, que origina el fascículo blanco superficial de la *fascia dentata* y *zona nuclearis* del asta de Ammon.

En opinión de Schaffer, todos los cilindros-ejes de los granos, una vez llegados á las gruesas pirámides del hileo, serpentearían, ya por encima, ya por debajo de estas para dirigirse hacia adelante, es decir, hacia la región del asta de Ammon subyacente á la fimbria, donde constituirían, doblándose repentinamente, un manojo longitudinal, colocado por cima de las gruesas pirámides, en una región que podría llamarse *vacuolada* por presentarse sembrada en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina, de numerosos huecos ó vacuolas. Esta región supra-piramidal ha sido ya notada y distinguida por los autores y corresponde á la *capa lucida* de Honeggers.

Los resultados de nuestras observaciones recaídas en muchos centenares de cortes perfectamente teñidos, coinciden completamente con la descripción de Schaffer. En nuestro concepto, todos los cilindros-ejes de los granos, sin excepción (para Sala algunos se comportarían como los de las células sensitivas de Golgi), descienden sin perder su individualidad á la capa de las gruesas pirámides (región inferior del asta de Ammon) en donde marchan reunidos en fascículos horizontales, ya por entre los cuerpos de estas, ya por debajo de sus bases, pero sobre todo por entre el arranque de sus tallos radiales. Fórmase en estos sitios un plexo apretadísimo, cuyas mallas están ocupadas por las pirámides ó sus tallos, plexo que se prolonga hasta más allá del nivel de la fimbria, terminando bruscamente en el comienzo de las pirámides pequeñas (región superior del asta de Ammon); en este punto casi todas las fibras musgosas se hacen longitudinales.

Un examen minucioso de este interesante plexo, tal y como aparece en los cortes paralelos á la zona de las gruesas pirámides, revela algunos detalles importantes: en primer término, el camino de las fibras musgosas no es directo hacia adelante, sino que presenta grandes flexuosidades para acomodarse á las convexidades é irregularidades de las pirámides; en segundo lugar, dichas fibras no se limitan á pasar por cima de estos corpúsculos, sino que se encajan ó incrustan en las irregularidades ó escotaduras que, según más atrás expusimos, exhibe una

parte del cuerpo y sobre todo el tallo ascendente de los mismos; en algún caso hemos logrado comprobar que el contacto entre las fibras y células tiene lugar, de preferencia, al nivel de las excrescencias musgosas, las cuales se engastan en las escotaduras del contorno protoplasmático á fin de establecer una relación tan íntima como la que se mantiene en el cerebelo entre las fibrillas paralelas y las escotaduras colaterales de la arborización protoplasmática de los elementos de Purkinje (1).

Es frecuente ver fibras que descienden hasta el *alveus*, trazando inflexiones en escalera, pero si se las persigue suficientemente se advierte que todas sin excepción suben nuevamente para ingresar en la zona vacuolada del asta de Ammon y constituir el manojo longitudinal de Schaffer. Jamás se logra seguir una fibra musgosa, ni hasta las fibras de la fimbria, ni hasta la zona lacunosa del asta de Ammon, por lo cual nosotros creemos que Sala ha caído en el error de tomar por musgosas, ya fibras colaterales ascendentes de la región de las gruesas pirámides, ya cilindros-ejes de la zona de las células polimorfas de la *fascia dentata*, los cuales son realmente descendentes y se pierden en el *alveus* y fimbria.

Como acabamos de decir, las fibras musgosas, una vez llegadas enfrente de la fimbria, cambian su dirección postero-anterior por la longitudinal, construyendo un ancho manojo, de sección semilunar, que ocupa la zona vacuolada. El examen de los cortes seriados de toda el asta de Ammon, pone de manifiesto que el tal manojo se extiende á toda el asta, desde su remate superior, debajo del cuerpo caloso, hasta su terminación inferior en la región esfenoidal de la corteza.

¿Pero, cómo y dónde terminan las fibras del manojo longitudinal? Cuestión es esta que ha atraído vivamente nuestra atención, obligándonos á prolijos estudios de todas las regiones del asta de Ammon, principalmente en sus cabos superior é inferior. Ahora bien, de nuestras numerosísimas preparaciones resulta que ni en el cabo superior ni en el inferior de la zona de las gruesas pirámides, sale de la región vacuolada

(1) Esta observación nos sugiere la idea de que acaso en el cerebelo las rosáceas ó excrescencias musgosas de ciertas fibras vengan á encajar en el hueco de la pequeña arborización protoplasmática de las expansiones de los granos, por cuyo medio sería transmitida á estos la corriente originada en otros centros.

una sola fibra musgosa, y que hay motivos bastantes para estimar dicho haz longitudinal y sus excrecencias musgosas como una verdadera arborización nerviosa terminal superpuesta al cuerpo y tallos de las gruesas pirámides.

Las principales consideraciones que nos han movido á pronunciarnos en tal sentido son:

1.^a Las fibras musgosas carecen de mielina, circunstancia que ya han señalado L. Sala y Schäffer; á lo que añadiremos que jamás se ven emerger manojos de fibras meduladas ni de los dos cabos (superior é inferior) del haz longitudinal, ni del curso de éste á lo largo del asta de Ammon.

2.^a Las fibras musgosas del cerebelo representan arborizaciones terminales, ya que jamás se prolongan con cilindro-ejes de células de este órgano. Discurriendo por analogía, parece muy probable que las del asta de Ammon representen también arborizaciones terminales, y que, como las cerebelosas, acaben tras un curso más ó menos largo á favor, ya de una varicosidad, ya de una rosácea ó intumescencia orlada de apéndices irradiados y groseros. En muchas fibras se comprueba que la impregnación cesa positivamente al nivel de una excrecencia.

3.^a No existe fibra musgosa que tarde ó temprano no se ponga en íntimo contacto con cuerpos ó tallos de las gruesas pirámides, y, recíprocamente, no hay gruesa pirámide que no se conexe al nivel de sus excrecencias verrucosas con un número considerable de fibras musgosas.

4.^a En todas las alturas del asta de Ammon, la región de las gruesas pirámides tiene enfrente la concavidad de la *fascia dentata*, como si ambas regiones constituyesen un todo anatómico y funcional invariable.

De las anteriores consideraciones se deriva una conclusión importante: que los granos de la *fascia dentata*, si por un lado tienen caracteres morfológicos que les aproximan á las pirámides cerebrales, por otro les separan de éstas diferencias notables. La más saliente consiste en que los cilindros-ejes de los granos no van á la sustancia blanca ni colaboran á la formación de los sistemas de fibras de proyección y comisural, sino que representan un sistema particular de fibras destinado á relacionar los granos de la *fascia dentata* con las gruesas pirámides de la región inferior del asta de Ammon.

CAPA DE LAS CÉLULAS POLIMORFAS.—Esta zona, que Schaffer ha comparado acertadamente con la del mismo nombre de la corteza cerebral, limitase hacia la superficie por la hilera más profunda de los granos, y por abajo toca y se adhiere íntimamente á la capa molecular ó plexiforme de la porción terminal adelgazada del asta de Ammon.

La zona de las células polimorfas puede subdividirse en tres estratos secundarios que son, de fuera adentro: capa limitante ó de las células piramidales, capa media ó plexiforme, capa profunda ó de las células fusiformes. Excepto la limitante, que está en gran parte confundida con la de los granos, estas subzonas aparecen más ó menos correctamente separadas en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina. En ellos se muestra la subzona media, ancha, de aspecto plexiforme y pobre en células, mientras que la subzona inferior se revela como una faja estrecha compuesta de corpúsculos fusiformes ó estrellados arreglados en una ó dos hileras desiguales.

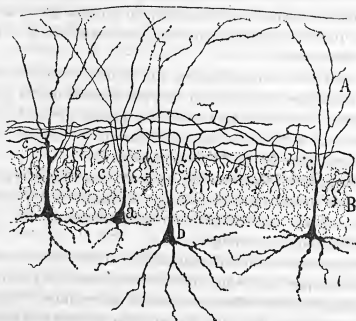


Fig. 11.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes. Método de Cox. a y b, cuerpos celulares; c, cilindros-ejes. A, capa molecular; B, capa de los granos.

Subzona limitante.— Contiene una hilera discontinua de corpúsculos que pueden distinguirse en dos especies: células

de cilindro-eje ascendente y células de cilindro-eje descendente.

a. *Las células de cilindro-eje ascendente* poseen caracteres muy típicos. Son en su mayor parte piramidales, con la base inferior enclavada en la parte externa de la zona de células polimorfas y el cuerpo y tallo radial alojado entre los granos (fig. 11). En ellas hay que considerar el tallo ó tallos periféricos, las expansiones basilares y el cilindro-eje.

El *tallo radial* es grueso, casi liso, penetra perpendicularmente en la capa de los granos, y, ya en ésta, ya en plano más periférico, se divide en dos ó más ramas lisas que se separan en ángulo agudo y terminan, después de tornarse varicosas, en lo alto de la capa molecular. No es raro ver el tallo radial dividirse, en su mismo arranque, en dos gruesas ramas ascendentes lisas que conservan su individualidad hasta el remate superior.

A veces, los dos tallos ascendentes dimanan de puntos algo distantes del cuerpo celular, con lo cual este adquiere, en vez de la forma piramidal típica, una figura más ó menos estrellada (fig. 12 d).

Las *expansiones basilares* son tres ó más, siendo frecuente ver que dos proceden de los lados y una del centro de la base celular. Estas ramas se distinguen por un aspecto fuertemente varicoso, y por su relativa cortedad. En ocasiones, las varicosidades son tan gruesas y los puentes de unión tan cortos, que dichas ramas semejan un rosario. La terminación de los apéndices laterales tiene lugar en la zona limitante misma, descendiendo rara vez, mientras que el basilar central puede bajar ramificándose hasta la subzona profunda.

El cilindro-eje nace pocas veces del cuerpo celular; lo común es que proceda, ora de la parte lateral del tallo ascendente, ora del paraje en que éste aborda la capa molecular. Durante su curso ascendente, dicha expansión funcional es delgada y no suministra colaterales; pero en cuanto gana la parte más profunda de dicha zona adquiere mayor espesor y se dobla bruscamente para correr horizontalmente, y durante grandísimo trecho, por encima de los granos. En ciertos casos, al nivel de su inflexión, el cilindro-eje se bifurca, apartándose las ramas en opuesta dirección.

Cualquiera que sea la forma de esta primera ramificación,

el comportamiento ulterior de los gruesos ramos es el mismo; tras un curso, á menudo larguísimo y flexuoso, se descomponen en una arborización varicosa descendente que se pierde entre

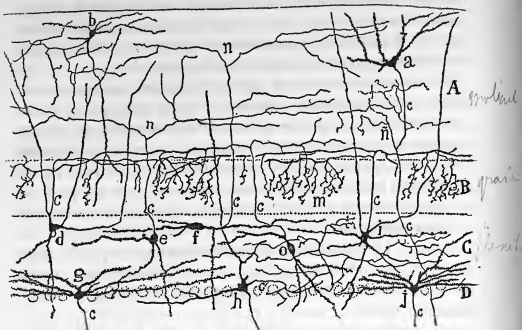


Fig. 12.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de ocho días. Método de Golgi. A, capa molecular; B, capa de los granos; C, subzona plexiforme; D, subzona de las células irregulares. a, grano dislocado; b, célula de cilindro-eje corto; d, célula de cilindro-eje ascendente ramificado entre los granos; e, f, otras cuyas expansiones nerviosas se arborizan en la capa molecular; h, célula de cilindro-eje corto; j, g, células de prolongación nerviosa descendente.

los granos subyacentes; mientras que de su trayecto horizontal proceden, en ángulo recto, numerosas colaterales descendentes que, dividiéndose y subdividiéndose repetidamente, acaban por resolverse en ramúsculos varicosos libremente terminados en los intersticios de la zona de los granos.

Del conjunto de las ramas gruesas y de los ramúsculos terminales de los cilindros-ejes ascendentes, se forman dos plexos nerviosos de gran riqueza y complicación: uno, *supragranular*, situado en el cuarto inferior de la zona molecular, y constituido por la reunión y entretejimiento de multitud de ramas nerviosas horizontales; otro, *intergranular*, mucho más fino y tupido, compuesto del entrecruzamiento de los infinitos ramúsculos secundarios y terciarios de las ramas horizontales.

Este último plexo no abarca todo el espesor de la zona de los granos, sino la mitad ó los dos tercios externos; y es tan tupido, que en los cortes bien teñidos por el método de Cox ó el de Golgi, aparece como un fieltro apretadísimo en cuyos huecos ovoideos y claros se alojan los cuerpos de los granos. Hacia abajo el plexo ofrece más laxitud y se termina por multitud de hilos varicosos descendentes ú oblicuos, acabados por una intumescencia (fig. 11 y 12 m, y sobre todo la 14 B).

Las células piramidales que acabamos de exponer, corresponden completamente á una de las dos variedades de corpúsculos de cilindro-eje ascendente que residen en el asta de Ammon (aquellas cuyas ramitas nerviosas forman plexos pericelulares). Su misión parece ser asociar ó poner en acción un número considerable de granos.

b. *Las células de cilindro-eje descendente* son mucho más raras que las precedentes; su figura es estrellada ó fusiforme, y sus apéndices protoplasmáticos marchan más ó menos horizontales, dividiéndose y subdividiéndose en la subzona media ó plexiforme y mostrando un contorno dentellado. Alguna de estas expansiones puede ingresar en la zona de los granos, como se verá en la célula de la fig. 9, m. En cuanto al cilindro-eje, brota unas veces del cuerpo, otras de una rama protoplasmática, y, descendiendo á través de las zonas subyacentes, ingresa en el *alveus*.

Subzona plexiforme.—Es espesa, de aspecto plexiforme en las preparaciones teñidas al carmín, y contiene esparcidos irregularmente en su trama tres especies de corpúsculos nerviosos: células de cilindro-eje ascendente; células de cilindro-eje descendente; células de cilindro-eje corto ó sensitivas de Golgi.

a. *Las células de cilindro-eje ascendente* son de forma varia, dominando la globulosa con expansiones divergentes (figura 12 d, o, e). Excepcionalmente afectan figura en huso, dirigida ya vertical, ya oblicuamente (fig. 12 f). Los apéndices protoplasmáticos divergen en todos sentidos, ramificándose en el espesor de la zona plexiforme; pero es frecuente encontrar células que además de los apéndices horizontales y divergentes, emiten uno, dos ó más de curso ascendente, ramificados, á la manera de los de los corpúsculos piramidales más atrás descritos, en lo alto de la capa molecular. Finalmente, alguna vez se encuentran células exactamente iguales á las piramidales de

cilindro-ascendente sin otra diferencia que, en lugar de yacer en la capa limitante, residen más abajo en plena subzona plexiforme (fig. 11 b).

El cilindro-eje de casi todas estas células surge de lo alto del cuerpo ó de una gruesa rama protoplasmática, cruza la capa de los granos, aborda la molecular y, á distintas alturas de ésta, se bifurca para producir una extensa ramificación de ramitas horizontales (fig. 12 n). Los cilindros-ejes cuya bifurcación ó ramificación ocurre en el cuarto inferior de la zona molecular contribuyen á formar el plexo que en este paraje existe y pueden suministrar ramificaciones descendentes para el plexo intergranular.

b. *Las células de cilindro-eje descendente*, residen en todo el espesor de la subzona media ó plexiforme, aunque abundan más hacia su mitad profunda. Exhiben aspecto fusiforme ó estrellado y sus expansiones protoplasmáticas, notables por su gran longitud y aspecto velloso, marchan por lo común horizontalmente sin invadir jamás la zona de los granos. El cilindro-eje es robusto, baja casi rectilíneamente hasta la región del hileo, y se continúa con una fibra del *alveus*; en su trayecto por la región subyacente (zona molecular superpuesta á las grandes pirámides del asta de Ammon) emite una, dos ó tres colaterales finas recurrentes, que, ascendiendo hasta la subzona plexiforme de la *fascia dentata*, se terminan en ésta por una extensa ramificación varicosa (fig. 9 m, n).

c. *Células de cilindro-eje corto*.—Son, por lo común, de forma estrellada, y sus expansiones protoplasmáticas marchan en todos sentidos; algunas de ellas ganan la capa molecular de la *fascia dentata*, donde se ramifican dicotómicamente. Su cilindro-eje ofrece una dirección variable, á menudo algo horizontal, y se resuelve en seguida en un número considerable de ramitas varicosas, que contribuyen á complicar el plexo intercelular de la subzona plexiforme. Las ramitas de esta arborización marchan, á veces, en dirección paralela á la *fascia dentata*, alcanzando una gran longitud y suministrando ramitas ascendentes que se consumen en la zona molecular, es decir, por encima de los granos.

Subzona de las células fusiformes.—Es la capa límite de la *fascia dentata* y se relaciona por abajo con la zona molecular de las gruesas pirámides del asta de Ammon. Contiene esta

subzona varios tipos celulares: los corpúsculos estrellados de cilindro-eje descendente; los fusiformes de cilindro descendente; y células estrelladas ó sensitivas de Golgi, de amplia arborización nerviosa.

a. *Las células estrelladas ó triangulares*, son aplastadas en sentido vertical y sus expansiones protoplasmáticas, muy numerosas y dicotomizadas, marchan de preferencia en el mismo sentido que la zona en que habitan, ramificándose por el espesor de la subzona plexiforme y mostrando un contorno notablemente espinoso.

El cilindro-eje es grueso y parte comunmente de la cara inferior del cuerpo celular (fig. 12 g, j); desciende en seguida á través de la zona molecular del asta de Ammon, cruza las gruesas pirámides é ingresa en el *alveus*. En su trayecto suministra alguna que otra colateral, que remonta la zona molecular del asta de Ammon y retrocede hasta la misma subzona de las células que estudiamos, donde se resuelve en finas ramitas.

b. *Células fusiformes horizontales*.—Son corpúsculos de mediano tamaño situados concéntricamente en el confín inferior de la zona de las células polimorfás; de sus polos surgen expansiones, primero simples, luego ramificadas que se pierden en el espesor de la subzona que estudiamos. Sus ramás protoplasmáticas difieren de las de los corpúsculos triangulares ó estrellados en que no exhiben el contorno espinoso ni tienen tendencia á ascender. El cilindro-eje es descendente, partiendo comunmente de un tallo polar, y baja luego más ó menos oblicuamente para ingresar en el *alveus*. En su camino suministra, para la zona molecular del asta de Ammon ó acaso también para zonas más altas, dos ó tres colaterales (fig. 9 p). Por lo demás, estas células fusiformes han sido ya mencionadas por Sala y Schaffer, pero sin precisar su situación, ni haber puesto en claro el comportamiento del cilindro-eje. Es cierto que L. Sala parece haberlo impregnado, pero la cortedad del que representa en una de sus figuras, y la opinión que expone de que dichos cilindros-ejes pertenecen al segundo tipo de Golgi, resolviéndose en una red que vendría á complicar la existente al nivel de la subzona plexiforme, nos parecen demostrar que no ha logrado impregnarlos suficientemente.

c. *Células triangulares ó estrelladas de cilindro-eje corto*.—Tal aparecía el corpúsculo representado en h, fig. 12. Hacia lo

alto, dirigía un apéndice protoplasmático que se terminaba en la parte superior de la capa molecular, y de un lado nacía un cilindro-eje que no tardaba en consumirse en numerosas ramitas destinadas á la subzona plexiforme. Como podrá verse en la fig. 13, ciertos cilindros-ejes cuyas ramas radiadas se esparcen por la zona molecular, provienen verosímilmente de estos mismos, ó de una variedad muy próxima de estos corpúsculos.

Finalmente, se ven células piramidales ó triangulares provistas de uno ó dos apéndices protoplasmáticos destinados á la zona molecular (fig. 10 r, q) y de varios horizontales y descendentes, que se consumen, ya en la subzona que estudiamos, ya en la capa subyacente del asta de Ammon. El cilindro-eje es descendente y marcha al *alveus*. Probablemente, ciertas células alargadas y radiales, que Schaffer ha descrito en la zona de los corpúsculos polimorfos, corresponden á esta variedad morfológica.

Fibras nerviosas de la capa molecular de la fascia dentata — Esta zona contiene un número infinito de ramificaciones nerviosas finas, más ó menos horizontales, que constituyen un plexo tupidísimo cuyas mallas rellenan las expansiones protoplasmáticas de los granos y las de algunos corpúsculos de la zona de las células polimorfos. Estas fibras reconocen los siguientes orígenes: 1.º, ramificaciones terminales nerviosas de los corpúsculos yacentes en la misma zona molecular; 2.º, ramitas colaterales de la expansión nerviosa de algunos granos dislocados; 3.º, ramas terminales nerviosas de las células de cilindro-eje ascendente; 4.º, ramas terminales de cilindros-ejes del tipo sensitivo de Golgi, cuyas células de origen yacen en la zona de los corpúsculos polimorfos; 5.º, fibras nerviosas colaterales y terminales de la substancia blanca del álveo.

Sobre estas dos últimas especies de fibras vamos á apuntar algunos detalles.

Como puede verse en la fig. 13 a, c, de la zona de las células polimorfos surgen ciertas fibras nerviosas gruesas, ampliamente ramificadas, cuyos robustos ramos caminan ya oblicua, ya horizontalmente, en una extensión considerable de la subzona plexiforme; tales ramos, después de abandonar algunas colaterales para esta última, ganan, siguiendo distintos y á veces muy distantes radios, la capa molecular, donde se terminan á favor de extensas arborizaciones especialmente

acumuladas en la mitad externa de dicho estrato. En ciertos casos, la ramificación terminal de los tales cilindros-ejes alcanza

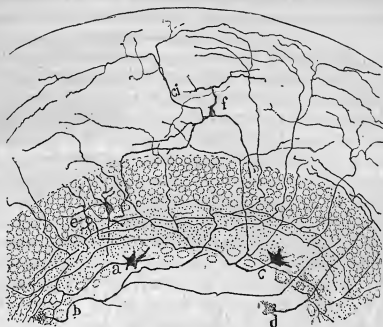


Fig. 13.—Corte de la *fascia dentata*. a, b, c, cilindros-ejes de arborización complicada cuyas ramas ascendían á la zona molecular; e, granos inferiores embrionarios; f, célula estrellada de la capa molecular (conejo de cuatro días).

tanta latitud, que puede extenderse á un tercio ó más de la circunferencia de la *fascia dentata* (fig. 13 c).

¿De dónde proceden semejantes cilindros-ejes? La circunstancia de no rebasar nunca los tallos de origen la subzona de los corpúsculos fusiformes (por excepción llegan algo más abajo), y la observación, varias veces confirmada de la existencia, en esta subzona ó en la superpuesta inmediata (capa plexiforme), de células estrelladas cuyo cilindro-eje se ramifica en gran extensión de la capa de los corpúsculos polimorfos, produciendo ramitas que tienden á subir hacia los granos, nos inclinan á estimar las extensas arborizaciones citadas de la capa molecular, como la continuación de las ramitas nerviosas de estos últimos elementos.

Además de estas fibras, á la *fascia dentata* llegan también colaterales y terminales de la sustancia blanca, aunque la mayoría de estas fibras no pasa de la capa molecular del asta de Ammon subyacente (fig. 14).

Las ramitas colaterales se distinguen en finas y gruesas: estas proceden generalmente del trayecto descendente del cilindro-eje de las gruesas pirámides del hileo, y se ramifican

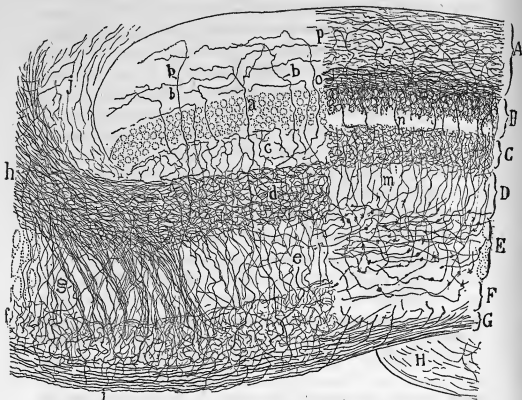


Fig. 14.—Fibras nerviosas de la *fascia dentata* y asta de Ammon subyacente. Método de Golgi. Conejo de diez días. A, capa molecular de la *fascia dentata*; B, capa de los granos; C, capa de los corpúsculos polimorfos; D, capa molecular del asta de Ammon (región del hileo); E, capa de las gruesas pirámides cruzada por las fibras musgosas; F, *stratum oriens*; G, sustancia blanca continuación del álveo. a, fibras probablemente terminales para la zona molecular; b, colaterales de la sustancia blanca; c, colaterales de la sustancia blanca para la subzona plexiforme de la *fascia dentata*; d, plexo de colaterales en la capa molecular del asta de Ammon; e, g, colaterales que cruzan las gruesas pirámides; f, colaterales para el *stratum oriens*; i, *álveo*; m, cilindros de los granos y su plexo superpuesto de colaterales; o, plexo nervioso supra é intergranular.—Nota: la izquierda de la figura contiene las colaterales y terminales de la sustancia blanca, y la parte derecha los plexos formados por los cilindros-ejes (y colaterales de estos) pertenecientes á las células nerviosas autoctonas de la *fascia dentata*.

ampliamente por todo el espesor de la zona molecular de la región inferior del asta de Ammon, donde constituyen un plexo apretadísimo (fig. 14 h, d); las colaterales finas dimanan

(en su mayor parte al menos) de las fibras de la substancia blanca, y se terminan asimismo en la citada capa molecular, no sin haber emitido algunos ramitos para el *stratum oriens*. Algunas colaterales agotarían sus ramillas en este estrato sin abordar las zonas superpuestas.

El plexo de colaterales de la región del hileo del asta de Ammon no termina bruscamente hacia arriba, es decir, en la frontera profunda de la *fascia dentata*. En las buenas impregnaciones, donde las colaterales de la substancia blanca se muestran casi exclusivamente teñidas, se advierte que, del plexo de la capa molecular superpuesta á las pirámides del hileo, surgen siempre algunos finos ramitos que, salvando la subzona de los corpúsculos fusiformes de la *fascia dentata*, se terminan por delicadas y flexuosas arborizaciones en la subzona plexiforme, complicando así el plexo tupidísimo de fibras nerviosas existentes en este paraje. Semejantes finas fibrillas no traspasan nunca la zona de los granos (fig. 14 c).

En cuanto á las fibras nerviosas terminales llegadas de la substancia blanca, son pocas en número, difíciles de impregnar y todavía más de perseguir, por consecuencia del curso tortuoso y complicadísimo que muchas de ellas afectan al nivel de la subzona plexiforme de la *fascia dentata* (fig. 14 a). En los casos más afortunados, estas fibras fueron seguidas por abajo hasta la substancia blanca, y por arriba hasta la zona molecular donde acababan por una extensa arborización varicosa y más ó menos horizontal. La fibra reproducida en *a* (fig. 14), era espesa y representaba verosíblemente un tubo ascendente de la substancia blanca; las fibras representadas en *b* eran mucho más finas, no parecían ramificarse en la zona molecular, y aunque fueron seguidas hasta la substancia blanca, no pudo resolverse de manera categórica si representaban tubos nerviosos terminales ó colaterales muy robustas y largas del álveo.

Por lo demás, estas fibras no parecen suministrar ninguna colateral en su tránsito por la subzona plexiforme, en lo que se diferencian de los cilindros-ejes de los granos y de las fibras nerviosas de las células del tipo sensitivo ó de Golgi.

Luigi Sala ha mencionado también la existencia de fibras nerviosas ascendentes, distribuidas por la capa de las células polimorfas de la *fascia dentata* y procedentes del álveo donde

se continuarían con tubos nerviosos sensitivos. Al nivel de la subzona plexiforme de aquel órgano, dichas fibras se anastomosarían con las colaterales de los cilindros-ejes de los granos, y de la red así formada podrían originarse filamentos ascendentes que se ramificarían en el espesor de la zona molecular.

Ignoramos si algunas de esas fibras ascendentes llegadas del *alveus*, que Sala describe, corresponde á nuestras fibras terminales del álveo ó á colaterales de la substancia blanca cuyo origen no fué determinado. En los dibujos de este sabio, una de las fibras ascendentes parece continuarse con un tubo varicoso descendente, análogo al cilindro-eje de los granos. Por nuestra parte, no hemos podido nunca comprobar la existencia de la citada red ni la de esas fibras musgosas ascendentes que se comportarían en la *fascia dentata* á la manera de los tubos nerviosos del tipo sensitivo de Golgi. Tampoco nos ha sido dable confirmar otro aserto de Sala, á saber: que una parte de las fibras meduladas más periféricas de la zona molecular de la *fascia dentata* (*capa blanca superficial* de L. Sala) reconocerían por origen cilindros-ejes de pirámides gigantes del asta de Ammon. En nuestra opinión, la mayor parte de las fibras meduladas de la citada región, dimanar ya de las células de cilindro-eje ascendente, ya de las fibras terminales arribadas de la substancia blanca; no excluimos en absoluto las arborizaciones nerviosas de los corpúsculos estrellados de la capa supradicha, aunque la delicadeza de las mismas no deponga muy en favor de la admisión de un revestimiento medular.

¿Participarían también, como asegura Schäffer, en la construcción de la capa molecular de la *fascia dentata*, colaterales recurrentes del cilindro-eje de los granos, suministradas al nivel de la subzona plexiforme de este órgano? Un atento examen de dichas colaterales no parece autorizar esta participación; de existir, debe ser cosa notablemente rara.

Si, después de examinar atentamente las fibras nerviosas reveladas por el cromato de plata, estudiamos el comportamiento de los tubos medulares de la *fascia dentata* en preparaciones ejecutadas por el proceder de Weigert-Pal, pronto echaremos de ver, que la mayor parte de aquellas fibras carecen de vaina medular. Poseen, sin embargo, como ya hemos dicho, cubierta de mielina los cilindros-ejes ascendentes de la sub-

zona limitante y subzona plexiforme, así como muchas de las ramas horizontales constitutivas del plexo nervioso supragranular (fig. 7 b); la contienen también verosímilmente las ramas terminales destinadas á la capa molecular emanadas tanto de la substancia blanca como de los cilindros-ejes de las células sensitivas de Golgi; añadamos aún los cilindros-ejes descendentes de todas las células de la capa de los corpúsculos polimorfos. Pero carecen de vaina medular, cómo han hecho notar Sala y Schaffer los cilindros-ejes de los granos, así como sus colaterales, las ramillas del tupido plexo intergranular, y probablemente también las arborizaciones diminutas de los pequeños corpúsculos nerviosos de la zona molecular. En fin; toda rama fina varicosa con carácter de terminal está exenta de mielina; todo cilindro-eje (excepto el de los granos) de paso, ó rama espesa lejana de su arborización varicosa final, posee dicha cubierta.

Neuroglia de la fascia dentata (fig. 15).—Contiene la *fascia dentata* dos especies de células neuróglicas: las estrelladas y las fusiformes ó alargadas.

Las *estrelladas* yacen de preferencia en el limbo periférico de la capa molecular; han sido bien estudiadas por Sala que ha comparado oportunamente estos corpúsculos con los que se ven en la zona molecular de la corteza típica.

Las *células fusiformes* ó alargadas residen entre los granos, pero más especialmente por debajo de estos, constituyendo una ó dos hileras irregulares (fig. 15 e, b). Estos corpúsculos se impregnan fácilmente en el conejo recién nacido, y por su forma y dirección, pueden compararse con los alargados de la zona de los corpúsculos de Purkinje del cerebelo. Los hay ovoideos, provistos de una sola expansión radial que, penetrando en la capa molecular, se descompone en un penacho de hilos, fuertemente varicosos y guarnecidos de excrecencias laterales; otros son fusiformes ó triangulares, prolongándose inferiormente con uno ó dos apéndices cortos, groseros, fuertemente varicosos y emitiendo hacia la periferia un tallo radial arborizado en forma de escoba. Cualquiera que sea la figura del cuerpo celular, el tallo radial se comporta lo mismo; al nivel de su ingreso en la zona molecular se descompone en multitud de hilos ascendentes, que se terminan mediante una varicosidad no lejos de la superficie ó en la misma superficie de dicha zona.

En el conejo recién nacido la misma zona plexiforme de la *fascia dentata* y aun las regiones más hondas correspondientes á la corteza de la porción adelgazada del asta de Ammon, con-

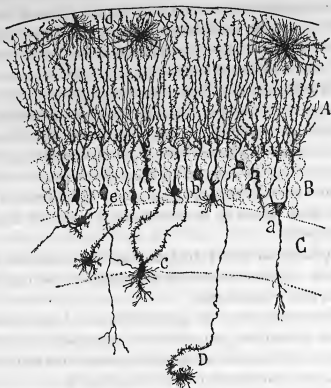


Fig. 15.—Células neuróglícas de la *fascia dentata* del conejo recién nacido. Método de Golgi. A, capa molecular; B, capa de los granos; C, zona de los corpúsculos polimorfos; D, región del asta de Ammon. a, célula neuróglíca con expansión descendente; b, otra piriforme; c, célula más profunda; e, célula fusiforme; d, células en araña.

tienen dichas células neuróglícas alargadas; lo que prueba, que los corpúsculos fusiformes de la capa de los granos no son otra cosa que células epiteliales emigradas del *alveus*. Por lo demás, tales elementos se comportan periféricamente como los otros, pues envían á la zona molecular un penacho de fibras varicosas y ascendentes (fig. 15 c, D). En el conejo de diez y nueve días, las células neuróglícas del estrato de los granos pierden en gran parte sus apéndices ó apéndice descendente, quedando el cuerpo y expansión radial con su forma y aspecto primitivos con leves variantes. Creemos que las células neuróglícas fusiformes se conservan en el adulto. En el perro y gato adultos

las hemos hallado bastante características y provistas de un penacho radial sumamente rico.

REGIÓN SUPERIOR DEL ASTA DE AMMON.—Un examen macroscópico de la cara inferior de la región en que, debajo del cuerpo calloso, se juntan las dos astas de Ammon permite (conejo) observar que, tanto este último órgano como la *fascia dentata*, al llegar á la línea media, se doblan hacia atrás, formando dos relieves que van paulatinamente desapareciendo. La región de las pirámides gruesas del asta de Ammon es anterior, y de ella arranca la fimbria, muy ancha y gruesa en este sitio, para dirigirse hacia adelante y formar los pilares posteriores del trigono. Los cortes transversales y verticales de la parte media ó puente intermedio á las dos astas de Ammon, nos muestran correctamente la independencia, tanto del asta de Ammon y *fascia dentata* de cada lado entre sí, como de estos mismos órganos con relación á los del opuesto. Aun en el pico que, junto á la línea media y al dirigirse hacia atrás, forman el asta de Ammon y *fascia dentata*, se comprueban aquellas relaciones tantas veces mencionadas en el curso de este trabajo, á saber: que los cilindros-ejes de los granos acaban siempre en el plexo que rodea los tallos de las pirámides gruesas.

Dada la inflexión que las diversas partes del asta de Ammon experimentan al tocarse en la línea media, se concibe bien que las imágenes de los cortes verticales y transversales sean muy distintas. Así, por ejemplo: si el corte pasa por delante de la *fascia dentata*, la preparación nos presentará en cada lado la sección longitudinal del asta de Ammon, y advertiremos que en la parte superior yacen las pirámides pequeñas (región superior del asta de Ammon) y en la inferior las gruesas (parte adelgazada del hileo). El cabo interno de las dos astas de Ammon se muestra unido á favor de un fuerte manojito de fibras comisurales, procedente de la región superior ó sea de las pirámides pequeñas (véase fig. 16 B).

Este manojito, que llamaremos *comisura del asta de Ammon*, acaso corresponda á la que en el cerebro humano se conoce con el nombre de *lira*, es decir, á los manojitos transversales de substancia blanca que juntan los bordes internos de los pilares anteriores del trigono, manojos que representarían, á juicio de Meinert, una comisura del asta de Ammon.

Por encima del manojito comisural alójase una masa de fibras

longitudinales seccionada en hacecillos irregulares que, en las secciones transversales ó paralelas al cuerpo caloso, aparecen cortados dé través. Entre ellos se albergan unos pocos corpús-

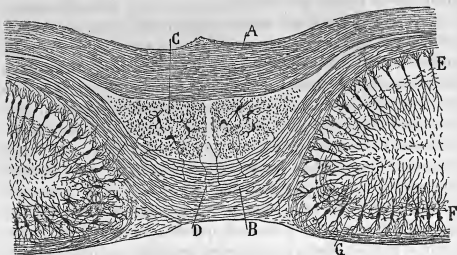


Fig. 16. —Corte frontal del cuerpo caloso y de la unión de las dos astas de Ammon del conejo. La sección pasa un poco por delante del contacto medio de estos órganos. Método de Golgi. A, cuerpo caloso; B, comisura de las dos astas de Ammon; C, manojillo longitudinal de substancia blanca; D, colaterales ascendentes de la comisura; G, región inferior ó de las gruesas pirámides del asta de Ammon; E, región superior ó de las pirámides pequeñas; F, plexo de fibras musgosas.

culos nerviosos, fusiformes ó estrellados, cuyas expansiones marchan entre las fibras nerviosas que cortan en todas direcciones; sus cilindros-ejes, bastantes espesos, nos ha parecido que caminaban en sentido antero-posterior, es decir, en la dirección de los citados fascículos. A este ganglio intermedio (fig. 16 C) vienen á parar algunas colaterales ascendentes del manojillo comisural (D).

Los cortes frontales más posteriores ofrecen los extremos del asta de Ammon casi en íntimo contacto, reservándose por arriba un espacio triangular estrecho para el manojillo comisural más débil en este paraje. La *fascia dentata* se muestra á los lados cortada oblicuamente y constituyendo una eminencia en la cara inferior del asta de Ammon. Si el corte interesa un plano más posterior, la *fascia dentata* ocupa la parte inferior é interna, y ofreciendo, como siempre, dos paredes ó lados, inferior ó periférico, superior ó intersticial. La concavidad

mira hacia fuera, y en ella ingresa la región de las gruesas pirámides del asta de Ammon. El manojillo calloso longitudinal está netamente dividido en dos partes, exhibiendo 4 ó 5 islotes celulares, mientras que el manojillo comisural aparece notablemente disminuido de espesor.

Finalmente, los cortes frontales que pasan por detrás de la *fascia dentata* muestran junto á la línea media la sección transversal de aquella prolongación adelgazada que, según expusimos más atrás, envía dicho órgano hacia la parte posterior. Se advierte, sobre todo en el ratón, donde los picos de las *fascias dentatas* se aproximan notablemente, que las capas moleculares están separadas por un fino tabique medio, no continuándose los elementos del lado derecho con los del izquierdo.

Los cortes horizontales y antero-posteriores son también muy demostrativos. Los más altos y superficiales muestran en la línea media los manojillos transversales del cuerpo calloso, y á los lados la sección tangencial de la corteza superior del asta de Ammon. Las secciones más profundas, es decir, las que no interesan ya al cuerpo calloso, presentan admirablemente claras las fibras comisurales del asta de Ammon, comprobándose que provienen de toda la región superior de la corteza de este órgano. Estas fibras, que son finas y varicosas á la manera de las callosas, se asocian en fascículos que se entrecruzan en la línea media para pasar á regiones algo distintas de la superficie alta del asta del lado opuesto.

Las fibras comisurales suministran alguna vez, en cuanto llegan al territorio del asta de Ammon y después de cruzar la línea media, algunas finas colaterales que ingresan en el *alveus* de la región de las pirámides pequeñas ó superiores. En la sustancia del álveo, las fibras comisurales suelen ocupar la capa más superficial, distinguiéndose generalmente de los cilindros-ejes de las pirámides por ser mucho más delicadas y varicosas.

Como ya en otra ocasión manifestamos, este carácter presta verosimilitud á la hipótesis de que, si no todas, una buena parte de dichas fibras comisurales representan colaterales de los cilindros-ejes de las pirámides.

Después de cruzar la línea media, pasando las posteriores adelante y las anteriores atrás, estas fibras comisurales podrían

poner en presencia regiones, no sólo simétricas sino asimétricas, de las dos astas de Ammon. Puede también admitirse que, á semejanza de lo que ocurre en la médula espinal y verosímilmente en la corteza cerebral, se incorporen á la comisura algunos cilindros-ejes directos.

No sabemos si en la construcción de esta comisura participan las gruesas pirámides de la región inferior de la corteza; en caso afirmativo, deben ser pocas las fibras que de este paraje provengan, pues en los cortes, tanto frontales como horizontales de la zona de unión de ambas astas, la inmensa mayoría de las fibras comisurales emana de la región superior ó de las pirámides pequeñas. (Véase fig. 16).

Por lo demás, no deben confundirse estas fibras comisurales con aquellas otras que, viniendo del cuerpo caloso, constituyen en el *subiculum* un grueso haz que se extiende, adelgazándose, por la parte superior del *alveus*. Estas fibrillas deben tener por misión poner en relación el asta de Ammon de un lado con los diversos territorios de la corteza cerebral del opuesto.

TERMINACIÓN INFERIOR DEL ASTA DE AMMON.—En su trayecto descendente, el asta de Ammon, fuertemente aplanada junto á la línea media, va tornándose casi cilíndrica, disminuyendo gradualmente de espesor hasta acabar en punta en la cara supero-interna del lóbulo esfenoidal.

Los cortes paralelos al asta de Ammon y *fascia dentata* nos presentan esta última terminando bruscamente en un pico ó reborde superficial, sin transición ni continuación, ni con la corteza cerebral ni con las pirámides del asta de Ammon. En su concavidad, es decir, dentro del gancho terminal, recibe, como siempre, las gruesas pirámides del asta de Ammon, á las que, según ley invariable, envían los granos próximos sus fibras musgosas. Ninguna de estas fibras salva el hueco de la *fascia dentata* para ir al álveo ó al subículo. Debajo del reborde terminal de la *fascia dentata* se ve la corteza del lóbulo esfenoidal cuyas células, á la manera de las del subículo, se continúan por suaves transiciones con las pirámides pequeñas del asta de Ammon (región superior de este órgano).

Para terminar el estudio del asta de Ammon, diremos dos palabras de las propiedades que sus diversas células ofrecen en presencia de los agentes colorantes.

Ya hace tiempo que Bellonci distinguía las células nerviosas, según su comportamiento, bajo la acción del ácido ósmico, en corpúsculos que se ennegrecen por este reactivo y corpúsculos que se conservan claros, tomando los primeros por motores y los segundos por sensitivos. Otros autores, particularmente Flesch (1), han llamado la atención sobre estas diferencias tintoriales, estableciendo la distinción en células *cromófilas* y *cromófobas*, es decir, elementos cuyo protoplasma se tiñe intensamente por la hematoxilina, etc., y elementos que no se coloran. Estas diferencias las atribuye Flesch á estados diversos funcionales de los corpúsculos nerviosos. Anna Gittis (2) ha confirmado estos hechos, y recientemente ha insistido sobre ellos F. Vas (3), con ocasión del estudio de los elementos del gran simpático, teñidos por el proceder de Nissl (4).

Nosotros hemos ensayado la coloración de Nissl en el asta de Ammon con resultados parecidos á los anunciados por Schaffer; pero se nos ha manifestado mucho más propicio, para la distinción de las células *cromófilas* y *cromófobas*, el carmín de índigo usado según la fórmula de Merckel, aconsejada por Max Flesch (5), en que se combina el carmín borácico con el índigo carmín. También aplicamos de preferencia el carmín de índigo después de coloración preliminar con el carmín lítico de Orth.

En estas condiciones, y operando sobre cortes finos procedentes de cerebros indurados en bicromato potásico, hemos notado que, en casi todos los casos, tanto los granos como las células de cilindro-eje corto del asta de Ammon, permanecen incoloros, mientras que las pirámides y todas las células de cilindro-largo se coloran en azul intenso. En el cerebelo sucede lo propio: casi siempre las células de Purkinje (únicas células

(1) FLESCHE: *Bemerkungen über die Structur d. Ganglienzellen.* (Neurol. Centralbl., 1886.)

(2) ANNA GITTIS: *Beitr. z. vergl. Histologie d. periph. Ganglien.* Dissert., 1887. (Virchow-Hirsch. Berichte, 1888.)

(3) F. VAS: *Studien ueber den Bau des Chromatins in der sympathischen Ganglienzelle.* (Arch. f. mikros. Anat. B. 40, H. 3. 1892.)

(4) NISSL: *Tageblatt der 58. Versammlung.* (Deutscher Naturforscher und Aerzte. 1885. Strassburg.)

(5) M. FLESCHE, *Zeit. wiss. Mik.*; 1884, p. 566; et 1885, p. 349.

de cilindro-largo) se muestran cromófilas, en tanto que las otras (granos, células de la capa molecular, células de Golgi de la zona de los granos) resultan cromófobas. No rechazamos en absoluto la idea de que estas diferencias dependan de que la muerte sorprendió á las dos especies de células en estado funcional diferente; pero, de todos modos, será preciso admitir, que el estado cromófilo es más común en las células de cilindro-largo que en las de cilindro-corto.

Un examen atento del protoplasma de las cromófobas y cromófilas, enseña que el cuerpo de las primeras es muy transparente, y aparece retraído en el hueco de la substancia intersticial; mientras que el de las segundas es más refringente y llena completamente el hueco de dicha substancia. Esta diferencia se marca también en las expansiones. Diríase que las cromófilas son ricas en albuminoides y en retículo; mientras que las cromófobas contendrían una débil cantidad de retículo y de inclusiones. ¿Es que las cromófilas son células en reposo que no han gastado sus reservas alimenticias, y las cromófobas células á quienes sorprendió la muerte en plena función y cuando sus inclusiones estaban casi agotadas? Sólo ulteriores investigaciones podrán esclarecer este punto.

III.

Subiculum.

En los pequeños mamíferos (conejo, conejillo de Indias, ratón) el *subiculum* no es una verdadera circunvolución, sino una región poco-extensa de la corteza elevada en ángulo detrás del asta de Ammon, y sirviendo de tránsito entre este órgano y la cara interior del lóbulo occipital.

La porción más saliente del subículo posee todos los caracteres de la corteza típica. En los cortes perpendiculares se observan las capas: molecular, de las pirámides pequeñas, de las pirámides grandes, de los corpúsculos polimorfos, y la de substancia blanca. Al nivel de la unión del *subiculum* con el asta de Ammon, se advierte el tránsito de las zonas de ambos cuerpos. Las hileras espesas de pirámides del asta de Ammon se aclaran abarcando los cuerpos una zona más extensa; el

stratum oriens se puebla de células piramidales y de corpúsculos polimorfos, mientras que la zona molecular (conjunto de las capas radiada, lacunosa y molecular del asta de Ammon), se angosta sucesivamente para adquirir el espesor que dicha capa posee en la corteza típica.

Cuando se estudia la capa molecular del *subiculum* en las preparaciones ejecutadas según el método de Weigert-Pal, se ve que la constituyen un gran número de fibras meduladas relativamente espesas, las cuales, ingresando en el asta de Ammon, se continúan tanto con las de la *lámina nuclearis* como con las de la *subzona lacunosa*. Este estrato fibrilar disminuye de espesor en el ángulo saliente del *subiculum*, para crecer nuevamente en la proximidad de la región occipital de la corteza.

Las fibras meduladas de la capa molecular del subículo proceden, á nuestro juicio, de tres orígenes principales: de cilindros-ejes ascendentes, emanados de células del *stratum radiatum*, situadas en la proximidad de aquel órgano; de cilindros ascendentes nacidos de pirámides yacentes en la mitad profunda de la corteza del subículo; y de cilindros-ejes ramificados, más ó menos horizontales, producidos por corpúsculos sensitivos de Golgi, residentes tanto en el *stratum lacunosum*, como en el espesor de la zona molecular del órgano mencionado. Las fibras ascendentes dimanadas de pirámides del *subiculum*, aparecen muy abundantes en el punto de transición de éste y la región occipital; el cromato de plata los muestra notablemente ramificados y patentiza que, muchas de las ramas terminales que suministran á su ingreso en la zona molecular, se prolongan hasta las capas lacunosa y molecular del asta de Ammon, corriendo más ó menos horizontalmente.

La substancia blanca del subículo es muy espesa y consta, como puede verse en las preparaciones de Weigert, de dos planos de fibras meduladas: el *profundo*, próximo al ventrículo lateral, es grueso, ovoideo ó triangular y se compone de fibras finas envueltas en débil capa de mielina (fig. 2 H); el *externo* ó superficial verdadera representación de la substancia blanca de esta región, es más delgado, afecta forma semilunar, prolongándose con el *alveus*, y consta de tubos espesos, muchos de los cuales ascienden para perderse en distintos pisos de la corteza (fig. 2 G). Este manojo superficial recibe la mayor parte

de los tubos del *alveus*, es decir, de los continuados con el cilindro-eje de las pirámides de la región superior; pero contiene también fibras nerviosas nacidas de las pirámides del subículo y acaso de regiones todavía más lejanas de la corteza, fibras que pueden seguirse bastante adentro en la substancia blanca del asta de Ammon.

Del curso de estas fibras, y tanto de las que vienen como de las que van al subículo, brotan finas colaterales ascendentes, que se pierden ramificándose sobriamente en las zonas más hondas de la corteza de este cuerpo, y que acaso lleguen, aunque nosotros no hemos podido seguirlas, hasta la misma zona molecular.

En suma: muchas de las fibras de la zona superficial de substancia blanca del subículo (fascículo externo longitudinal de Sala) nos parecen representar un sistema de asociación establecido entre este cuerpo y el asta de Ammon. Por su mediación, los cilindros-ejes de las pirámides pequeñas ó de la región superior del asta de Ammon se pondrían en relación con las pirámides de la corteza cerebral inmediata (subículo y acaso parte de la región occipital); y recíprocamente, fibras nerviosas emanadas de la corteza entrarían en la composición del *alveus* y se relacionarían con las pirámides del asta de Ammon.

Las fibras del manojó profundo fronterizo del ventrículo lateral, representarían la continuación de los tubos del cuerpo calloso. Esta continuación puede notarse claramente en los cortes transversales y oblicuos del encéfalo, previa coloración por el método de Weigert (fig. 2 H).

En la inmediación de la región occipital de la corteza, el *subiculum* se adelgaza notablemente, se puebla en todo su espesor de numerosas fibras meduladas y muestra debajo de las pequeñas pirámides, una faja medular intermedia correspondiente á la estría de Gennari.

Consideraciones generales.

1.^a El asta de Ammon representa una corteza cerebral simplificada en sus zonas profundas y complicada en la superficial ó molecular.

La complicación consiste en que, así como en la zona primera de la corteza típica, los cilindros-ejes ascendentes, las colaterales de la sustancia blanca y las arborizaciones nerviosas de corpúsculos autóctonos de cilindro-eje corto, constituyen un plexo difuso relacionado con los penachos de las pirámides; en el asta de Ammon aquellas fibras ocupan alturas diferentes de la zona plexiforme ó molecular, formando plexos superpuestos bastante deslindados, lo que permite á las pirámides establecer relaciones más individualizadas. Estas relaciones ó contactos nervioso-protoplasmáticos son, en junto, para las pirámides de la región superior del asta de Ammon: por las raíces ó penacho inferior protoplasmático, con las colaterales nacidas del cilindro-eje de pirámides inmediatas y finas colaterales de la sustancia blanca; por el cuerpo, con las arborizaciones nerviosas pericelulares de las dos especies de corpúsculos sensitivos de Golgi del *stratum oriens*; por el tallo ascendente con colaterales de la sustancia blanca y fibrillas terminales de las células de cilindro-eje corto del estrato radiado; por el arranque del penacho periférico (punto donde comienzan las dicotomías del tallo), con las gruesas colaterales ascendentes de Schaffer, las arborizaciones horizontales de los más largos cilindros-ejes ascendentes y fibras terminales de la sustancia blanca; por las ramas más periféricas del penacho, con la arborización terminal nerviosa de las células autóctonas del *stratum moleculare*, las ramitas nerviosas de células del estrato lacunoso, etc. Estas conexiones no las damos como exclusivas en cada zona, sino como predominantes.

2.^a La representación de la zona molecular del asta de Ammon (estrato radiado, lacunoso, molecular) aparece mucho más rica que la corteza típica en corpúsculos sensitivos de Golgi, pues á parte los elementos que nosotros describimos en la primera zona cerebral, encierra dos tipos nuevos: los corpúsculos triangulares de la zona lacunosa, cuyas expansiones protoplasmáticas bajan hasta el *stratum oriens*, y las células fusiformes de cilindro-eje descendente arborizado entre las pirámides. En cambio, las células fusiformes ó triangulares pluripolares son mucho más raras que en la corteza típica, y no residen sino en el estrato molecular propiamente dicho y acaso en el llamado lacunoso.

3.^a Las gruesas colaterales ascendentes de Schaffer que, como hemos visto más atrás, caminan concéntricamente al nivel del estrato lacunoso, representan probablemente un lazo de unión entre las gruesas pirámides de la región inferior y las pequeñas de la superior.

4.^a Las gruesas pirámides de la región inferior poseen, además de las conexiones generales de las pirámides de la superior, una relación de contacto con los cilindros-ejes de los granos.

5.^a Las fibras nerviosas emergentes del asta de Ammon son verosímilmente, á semejanza de la corteza típica, de *asociación*, *proyección* y *comisurales*.

Las de *proyección* son espesas, ingresan en la fimbria y proceden de las gruesas pirámides (región inferior del asta de Ammon). Las de *asociación* proceden de las pequeñas pirámides (región superior) y se dirigen al *subiculum* ó acaso más allá, donde terminan. Las *comisurales* deben distinguirse en *cortas* y *largas*: las *cortas* ó directas representan verosímilmente ciertas colaterales ó ramas de bifurcación de cilindros-ejes de pirámides del asta de Ammon de un lado, que se ponen en relación con los penachos protoplasmáticos de las células piramidales del otro; las *largas* provienen del cuerpo calloso y establecen relaciones entre el asta de Ammon y la corteza del otro lado. Esta categorización de fibras es en gran parte hipotética y descansa en el supuesto, admitido por varios autores, de que los pilares del triángulo, después de abordar las eminencias mamilares, pueden ganar el tálamo óptico é ingresar en el sistema de proyección.

6.^a La *fascia dentata* ó cuerpo abollonado puede asimilarse en lo fundamental al asta de Ammon, pues que posee las mismas zonas esenciales y encierra los elementos más importantes de este órgano. Pero la *fascia dentata* ofrece simplificaciones y particularidades que podrían autorizar á considerarla como un tipo aparte de corteza nerviosa. Las diferencias más esenciales son: 1.^a La capa molecular de dicha *fascia* carece de las diferenciaciones en subzona lacunosa, radiada, lúcida, molecular propiamente dicha, etc. 2.^a Las pirámides ó granos carecen de penacho descendente y de tallo periférico, aproximándose morfológicamente á las pirámides cerebrales de los batracios. 3.^a El cilindro-eje de los granos exhibe propiedades

especiales, á saber: engrosamientos musgosos, terminación pericelular en la capa de gruesas pirámides, etc.

7.^a Puede, por tanto, admitirse como muy probable que los granos representen un sistema especial de células de asociación destinado á obrar principalmente sobre las gruesas pirámides de la región inferior del asta de Ammon.

8.^a Los granos y pirámides de los pequeños mamíferos tienen de común el exhibir un cuerpo desnudo y ponerse en relación con arborizaciones nerviosas terminales emanadas de células subyacentes de cilindro-eje corto.

Bajo el punto de vista del tamaño, forma y conexiones de la arborización terminal nerviosa, cabe distinguir las células de asociación (sensitivas de Golgi) del asta de Ammon y *fascia dentata* en tres especies: 1.^a, grandes, estrelladas ó piramidales, con arborizaciones terminales próximas destinadas á formar plexos perisomáticos ó pericelulares; 2.^a, fusiformes ó triangulares, cuyo cilindro-eje más largo constituye extensas arborizaciones destinadas á los penachos de las pirámides; 3.^a, células estrelladas ó irregulares cuya arborización nerviosa, mucho más corta, se relaciona con los tallos ó arborizaciones protoplasmáticas más próximas. Estas últimas dominan y pueden considerarse como características de las zonas moleculares.

9.^a Del comportamiento de las células de asociación del asta de Ammon y *fascia dentata* pueden sacarse algunas conclusiones que acaso pudieran tener alguna aplicación para la interpretación de la corteza típica: 1.^a, cada célula de asociación pone en conflicto funcional un número considerable de pirámides; 2.^a, toda pirámide es quizás influida por células de asociación, y acaso por varias de ellas; 3.^a, la asociación se realiza, ya por los cuerpos, ya por los tallos, ya por los penachos; 4.^a, la arborización nerviosa de las células de asociación se subordina á la forma y posición de los cuerpos celulares: así, en la corteza cerebral es difusa é irregular, porque los cuerpos de pirámides que deben conexionarse están dispersos y apartados, mientras que en el asta de Ammon y *fascia dentata* es apretada y regular, dejando huecos lineales, por cuanto los cuerpos de las pirámides y granos se ordenan en hileras apretadas.

Un hecho singular, que no osamos generalizar todavía,

consiste en que, mientras los cuerpos de toda célula de cilindro-eje largo (pirámides cerebrales, células de Purkinje del cerebelo, células motrices de la médula, etc.) está rodeada de espesas arborizaciones nerviosas colaterales y terminales, las células de cilindro-eje corto no poseen jamás arborizaciones pericelulares (al menos bien ostensibles).

10. El asta de Ammon evoluciona en la serie de los mamíferos, no sólo multiplicando sus pirámides y células de asociación, sino acrecentando sus expansiones protoplasmáticas laterales y basilares, así como las fibrillas nerviosas de toda especie que constituyen el plexo intersticial. Como estos plexos nervioso-protoplasmáticos, cuanto más ricos son, más deben apartar los cuerpos celulares, de ahí que, hasta en las preparaciones ordinarias al carmín, cabe apreciar el grado de perfeccionamiento estructural de un centro nervioso. No existiendo neuroglia, ó siendo esta muy escasa, puede aceptarse como valedera esta proposición: á mayor apartamiento de cuerpos celulares corresponde una diferenciación mayor de las expansiones, y en consecuencia, una actividad funcional superior.

11. La *fascia dentata* no evoluciona apenas en el hombre y mamíferos superiores, al revés de lo que sucede con el asta de Ammon. Bajo este respecto, la *fascia dentata* puede compararse al cerebelo, el cual, aunque en los vertebrados superiores aumenta en masa total y número de laminillas, no modifica sustancialmente su estructura, lo que, dicho sea de pasada, parece anunciar que ninguno de estos dos órganos tiene relación con las funciones intelectuales.

Madrid, 1.º de Abril de 1893.

ESTRUCTURA

DE LA

CORTEZA OCCIPITAL INFERIOR

DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS

POR

S. RAMÓN Y CAJAL.

(*Anal. de la Soc. Esp. de Hist. Nat.*, tomo XXII, 1893.)

Como es sabido, no toda la corteza cerebral exhibe exactamente la misma estructura. Ya hace tiempo que los neurólogos han mencionado en el cerebro de los mamíferos superiores ciertas regiones en las cuales experimentan variaciones de consideración, ora el número de capas, ora el volumen y abundancia de las células y fibras nerviosas.

Tales territorios, en los mamíferos de gran talla, uniríanse entre sí por suaves transiciones de estructura, mientras que en el conejo y demás mamíferos de corteza cerebral lisa, si hemos de creer á Bewan Lewis (1), estarían correcta y rigurosamente separados.

Entre los territorios corticales que más desvían de la textura de la región psico-motriz, cuéntase la substancia gris de la *cuña* é inmediaciones de la *cisura calcarina*, donde, como ya indicaron Gennari y Vicq d'Azyr, la corteza aparece surcada por rayas blancas concéntricas. Broca (2) ha confirmado la presencia de dicha capa blanca intermedia, y ha manifestado que se trata de una disposición constante del piso inferior del lóbulo occipital.

(1) LEWIS (BEWAN): *Researches on the comparative Structure of the Cortex cerebri.* (*Phyl. Trans.*, 1880, y *Textbook of mental diseases*, 1889.)

(2) BROCA: *Bulletin de la Société d'anthropologie*. Tom. II, p. 313. 1861.

En los mamíferos de pequeña talla, tales como el conejo, conejillo de Indias y rata (donde preferentemente han recaído nuestras observaciones), dicha zona es sumamente larga y extensa, dilatándose por casi toda la corteza occipital inferior, es decir, por la extensa faja de substancia gris situada detrás del subículo. La raya blanca de Vicq d'Azyr se observa ya á la simple vista, resaltando correctamente en los cortes impregnados por la hematoxilina de Weigert-Pal.

En el hombre, han descrito detenidamente esta región cortical, entre otros, Meinert (1), Schwalbe (2) y Obersteiner (3). Meinert, por ejemplo, menciona ocho capas concéntricas, entre las que se comprenden sus cinco zonas clásicas de la corteza, aumentadas de una nueva zona de pirámides gigantes (capa 6.^a ó de gruesas células solitarias) y de dos zonas de núcleos ó corpúsculos pequeños.

La descripción de Meinert, aceptada por Hugenin, Obersteiner, etc., se armoniza tan difícilmente con los resultados de nuestras pesquisas en los pequeños mamíferos, que nos vemos obligados á prescindir de ella por ahora, hasta que logremos estudiar detalladamente dicha región en los cerebros de circunvoluciones y particularmente en el humano. Es, de todos modos, indudable que los métodos imperfectos utilizados por los mencionados sabios, les han hecho caer en graves equivocaciones. Así, para Obersteiner, la capa molecular es sumamente delgada, cuando sucede que, en el conejo y conejillo de Indias, es mucho más espesa que en ninguna otra parte de la corteza. La zona blanca intermedia, que en sentir de Meinert, corresponde á las capas 4.^a ó de células gigantes raras, 5.^a ó de los núcleos, y 6.^a ó de la neuroglia y células gigantes solitarias, yace, según nuestras observaciones, al nivel de la 3.^a, es decir, en la capa de las pequeñas pirámides.

Los cambios más notables que, con relación á la corteza típica, presenta la región occipital inferior, afectan á la zona molecular y á la 2.^a y 3.^a capas.

La zona molecular se hace notar por su gran espesor y

(1) MEINERT: *Vom Gehirne der Säugethiere. (Handbuch von Stricker, 1871, p. 710.)*

(2) SCHWALBE: *Lehrbuch der Neurologie. 1889.*

(3) OBERSTEINER: *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane, 8. 2 Auflage, 1892.*

porque entre sus elementos abundan notablemente los fusiformes y triangulares pluripolares. Tales corpúsculos se impregnan también más fácilmente que en otros parajes de la corteza, lo que nos ha consentido ampliar con algunos datos nuevos la historia de tan enigmáticas células.

La 2.^a capa (ó de las pequeñas pirámides de otros puntos de la corteza) aparece sustituida por varios estratos de menudísimos corpúsculos fusiformes que no se encuentran, que separamos, en ninguna otra provincia cerebral.

Hé aquí las zonas de la región cortical occipital: 1.^a, molecular; 2.^a, capa de las células fusiformes verticales; 3.^a, capa fibrilar media ó capa de pirámides pequeñas; 4.^a, capa de pirámides grandes; 5.^a, capa de corpúsculos polimorfos.

1. ZONA MOLECULAR. Como ya hemos dicho, es muy espesa y contiene extraordinaria cantidad de fibrillas nerviosas. En ella cabe establecer una subdivisión en dos subzonas: externa, pobre en fibras meduladas y rica en células poligonales; interna, abundante en fibras meduladas y provista de numerosos elementos fusiformes.

Subzona interna.—a, *células*.—Casi todas son del tipo fusiforme pluripolar, yaciendo horizontalmente en la proximidad de la zona de las fusiformes verticales. Las ramas polares son de gran longitud y tienen la notable particularidad de emitir, á guisa de colaterales, hebras finísimas, horizontalmente dirigidas, ramificadas en ángulo recto y con todas las propiedades de los cilindros-ejes. Los tallos gruesos, de apariencia protoplásmica, acaban también, tras larguísimo trayecto, por transformarse en fibras de aspecto nervioso (figuras 1 y 2).

Para exponer brevemente lo que nuestras nuevas investigaciones arrojan tocante á los corpúsculos pluripolares del cerebro, nada mejor que copiar aquí las principales proposiciones del trabajo leído en Diciembre último ante la Sociedad española de Historia Natural. Para aquilatar las modificaciones introducidas en nuestra antigua opinión, es preciso recordar que nosotros no habíamos logrado anteriormente seguir hasta su remate más que las finas fibras, de aspecto nervioso, de las células pluripolares; los apéndices polares espesos no pudieron serlo sino en un espacio relativamente corto, por lo cual no habíamos acertado á revelar todas sus propiedades.

1. Las expansiones gruesas más ó menos horizontales que

brotan, ya de los polos, ya de los ángulos de estas células, si son seguidas hasta su término, se advierte que adquieren

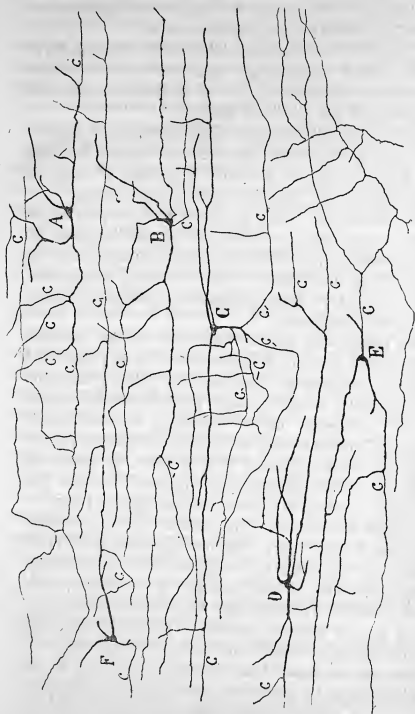


Fig. 1.—Diversos corpúsculos de la capa 1.^a 6 molecular de la corteza del conejo de ocho días, hallados en distintas regiones del cerebro. A, célula cuyas dos ramas polares adquieren aspecto de cilindros-ejes a alguna distancia de su origen; B, C, D, E, células análogas aunque de formas algo diferentes. — Nota: La letra c, marca las ramillas cuyas propiedades coincidían completamente con las de fibras nerviosas. La dirección hacia arriba indica en la figura la de la superficie cerebral.

paulatinamente las cualidades de fibras nerviosas, por cuanto se vuelven notablemente delgadas, varicosas y suministran

finas colaterales en ángulo recto. La extensión horizontal que tales expansiones recorren, no baja en muchos casos de un milímetro, siendo, por tanto, muy difícil que un corte muestre de un modo completo la arborización de los tallos polares y de sus finas colaterales. En ocasiones, las ramas ascendentes nacidas en ángulo recto de los tallos principales, se dividen y subdividen, adquiriendo á su vez apariencia de fibrillas nerviosas, y marchando las ramitas secundarias y terciarias en dirección más ó menos horizontal. Algunas expansiones colaterales ascendentes parecen terminar en la misma superficie cerebral, por dos ó tres ramitas cortas. No podemos asegurar, sin embargo, que semejante disposición no se deba á una impregnación incompleta (fig. 2 d).

2. La forma de las células especiales de la primera capa cerebral es á menudo alargada y en huso, pero abunda también la configuración triangular ó asteriforme de varios radios, los cuales se dirigen más ó menos paralelamente á la superficie libre.

3. Las células de que hablamos yacen en todas las regiones cerebrales. La región del lóbulo olfatorio, la circunvolución del asta de Ammon (*subiculum*), el lóbulo occipital, etc., las contienen en proporción variable, así como la región psicomotriz del lóbulo frontal. En la corteza de los mamíferos de pequeña talla (conejo, conejillo de Indias) las células fusiformes mencionadas no adoptan sólo una dirección antero-posterior, sino todas las demás, exceptuando la perpendicular á la corteza. De aquí la extrema dificultad de conseguir en los cortes verticales células completas.

4. En la época embrionaria, el contraste entre las expansiones gruesas y finas es poco notable, pues todas ellas aparecen varicosas y con aspecto de gruesos cilindro-ejes (cerebro de feto de vaca, perro, conejo).

5. De lo expuesto se sigue que las células especiales de la primera capa cerebral constituyen un tipo original, irreducible, hoy por hoy, á las categorías conocidas de corpúsculos nerviosos. Debemos, no obstante, declarar que sus propiedades aproximan algo dichos corpúsculos cerebrales á los llamados granos del bulbo olfatorio y á los espongioblastos de la retina, puesto que todos ellos tienen de común el carecer de una expansión fina, más larga que las otras y relacionada con una

categoría especial de células nerviosas. Difieren, sin embargo, en un carácter importante: las fibras finas de apariencia ner-

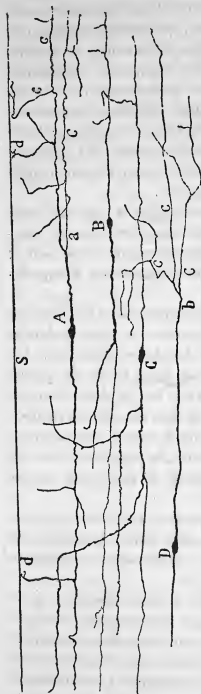


Fig. 2.—Células fusiformes horizontales de la 1.^a capa cerebral del conejo de ocho días. Método de Golgi doble. A, célula cuyas expansiones polares adquieren paulatinamente aspecto de cilindros ejes; B, C, D, otros tipos celulares. La letra c, marca las expansiones que exhibían todos los caracteres de cilindros-ejes, siendo probable que en su término las otras expansiones, de ser seguidas suficientemente, hubiesen mostrado también análogos propiedades.

viosa están representadas en ciertos espongioblastos (nuestras células amacrinas radiadas de la retina) por las últimas ramificaciones de uno ó varios tallos originarios; mientras que, en los corpúsculos cerebrales, tales filamentos pseudonerviosos proceden unas veces del trayecto y otras de la terminación de los tallos polares.

6. Es interesante, de todos modos, la observación de que todas estas células (corpúsculos especiales de la primera capa cerebral, espongioblastos, etc.), se ramifican precisamente entre penachos protoplasmáticos de células subyacentes, y al nivel de zonas plexiformes (moleculares de los autores) en donde existe un empalme ó articulación nervioso-protoplasmática.

Las figuras 1 y 2, muestran algunos corpúsculos especiales de la capa molecular ha-

llados en la cabeza del conejo de cuatro á quince días. En la figura 2, hemos representado los que adoptaban una forma en

huso; y en la fig. 1, los que afectaban otras figuras, tales como la triangular y estrellada. Obsérvase en algunas de estas células que no existe una correcta separación entre las expansiones finas ó con aspecto de cilindros-ejes y las gruesas ó con aspecto de protoplasmáticas, ya que existen todas las transiciones de finura de contorno y delgadez. La letra *c*, marca aquellas expansiones cuyos caracteres coinciden absolutamente con los de fibras nerviosas.

Con la mira de ver si dichas interesantes células se hallan también en los animales de circunvoluciones, hemos ejecutado diferentes ensayos en cerebros de ternera y perro recién nacidos ó en estado fetal. Las impregnaciones son difícilísimas, pero en algún caso, los resultados han sido concluyentes. Las células representadas en la fig. 3, proceden de un feto de

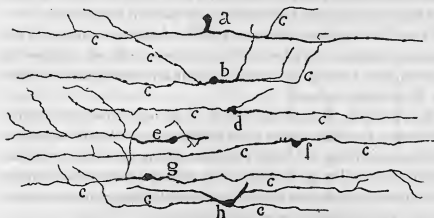


Fig. 3.—Células especiales de la 1.^a capa cerebral de un feto de vaca. Las expansiones pseudo-nerviosas ó finas están marcadas con una *c*.

vaca en que el cerebro estaba bien desarrollado. Como puede verse las expansiones poseen todavía cierto aspecto embrionario mostrándose fuertemente varicosas y pobres en ramificaciones secundarias; pero cabe reconocer, especialmente en las células *a*, *b*, *g* y *c*, los tipos descritos en el conejo común. Es indudable que Retzius ha visto también en el cerebro humano algunas de estas células (1).

b. Fibras.—La subzona interna es el punto de terminación de numerosas fibras ascendentes, las cuales ramificándose

(1) Así nos lo comunica en una carta que ha tenido la bondad de remitirnos.

constituyen un plexo tupidísimo en torno de los corpúsculos pluripolares. Muchas de estas fibras son espesas, corren horizontalmente y poseen espesa vaina medular. Luego veremos cual es el principal origen de estas fibras.

Subzona externa.—Contiene también numerosas fibrillas nerviosas ramificadas, que constituyen un tupido fieltro en cuyas mallas se alojan algunas células nerviosas sensitivas de Golgi (tipo 2.º de las células de la capa molecular). Son estas células estrelladas y están esparcidas irregularmente en el espesor de la subzona externa; sus expansiones protoplásmicas se dividen y subdividen repetidamente, mostrando un aspecto dentellado é irregular que contrasta con la lisura de las prolongaciones de las células pluripolares; su cilindro-eje corre paralelamente á la corteza y, á poco trecho, se descompone en una arborización terminal complicada (fig. 4 a), cuyas ramitas varicosas no traspasan nunca las fronteras de la zona molecular.

También en esta subzona pueden hallarse, aunque raramente, algunos corpúsculos pluripolares. En el cerebro del conejo, rata y conejillo de Indias dicha subzona está casi exenta de fibras meduladas.

En resumen: la zona molecular de la región occipital exhibe los rasgos fundamentales de la corteza típica. En ella se hallan: células sensitivas de Golgi; células pluripolares; los penachos terminales de las pirámides; y un número infinito de fibrillas nerviosas procedentes ya de los elementos ganglionares autóctonos, ya de cilindros-ejes ascendentes.

1. ZONA DE LAS CÉLULAS FUSIFORMES VERTICALES. Debajo de la zona molecular hay una faja de células diminutas, apretadísimas, dispuestas en tres ó cuatro hileras irregulares. Estas células se caracterizan por su cuerpo ovoideo, verticalmente prolongado; de cuyos polos surgen dos expansiones protoplásmicas: *ascendente*, que gana la capa molecular donde se ramifica; y *descendente*, la cual constituye una arborización horizontal de tres ó cuatro ramas, en cuanto aborda la zona tercera ó de las fibras medulares medias. El cilindro-eje es de extraordinaria finura (acaso el más fino que se conoce), procede de la expansión descendente al nivel de la arborización terminal, cruza la capa fibrilar media á la que abandona dos ó tres colaterales y baja hasta el tercio inferior de la corteza. Quizás llega hasta la substancia blanca, como el cilindro-eje de las

pirámides pequeñas, pero en nuestras preparaciones no puede nunca seguirse por entero. Alguna vez, después de abandonar una gruesa colateral, parece cambiar de rumbo oblicuándose notablemente (fig. 4 d). Entre las fusiformes verticales se hallan, á veces, células que por carecer de expansión ascendente, semejan espongioblastos de la retina. Por lo demás, el cilindro-eje que es de gran finura, nace también de la arborización protoplásmica inferior (fig. 4 e).

CAPA DE LAS FIBRAS MEDULARES MEDIAS (*estria externa* de Baillarger, *raya* de Gennarii). Contiene células nerviosas y numerosas fibras meduladas y no meduladas.

a. *Las células*, son de tres clases: pirámides pequeñas que se comportan como las de igual nombre de la corteza típica (figura 4 j); fusiformes verticales análogas á las de la zona precedente (fig. 4 h); triangulares ó fusiformes más gruesas, caracterizadas por su cilindro-eje ascendente terminado, mediante extensa arborización, en la capa molecular (fig. 4 i). Este cilindro-eje suministra siempre, antes de abordar la capa de las células fusiformes, algunas colaterales que se ramifican y marchan horizontalmente por la zona fibrilar media.

En esta zona fibrilar ó en la subsiguiente se encuentran también ciertas células ovoideas, triangulares ó estrelladas, más voluminosas que las citadas, cuyo cilindro-eje ascendente tiene la particularidad de marchar, en su trayecto inicial, ya hacia abajo, trazando un ángulo redondeado, ya más ó menos horizontalmente. Estas expansiones nerviosas son muy robustas y emiten un gran número de extensas y robustas colaterales para la capa fibrilar media. La ramificación final, dirigida á la capa molecular, es extensísima y se sitúa, de preferencia, al nivel de las células pluripolares (fig. 4 u).

Las fibras de la capa que estudiamos son numerosísimas, y en su mayor parte caminan horizontalmente extendiéndose á grandísima distancia. El método de Weigert revela que muchas de ellas poseen vaina de mielina, y marchan en todas direcciones, constituyendo un plexo tupido en cuyos huecos yacen las células nerviosas. Exceptuando las fibras que cruzan verticalmente esta zona, que representan cilindros-ejes ascendentes ó descendentes de corpúsculos nerviosos, todas las demás representan colaterales de cilindros-ejes, sin que pueda tampoco negarse la posibilidad de que acabe también en tal

estrato alguna arborización terminal de células de cilindro-eje ascendente. Las colaterales son tan numerosas y tan ricamente

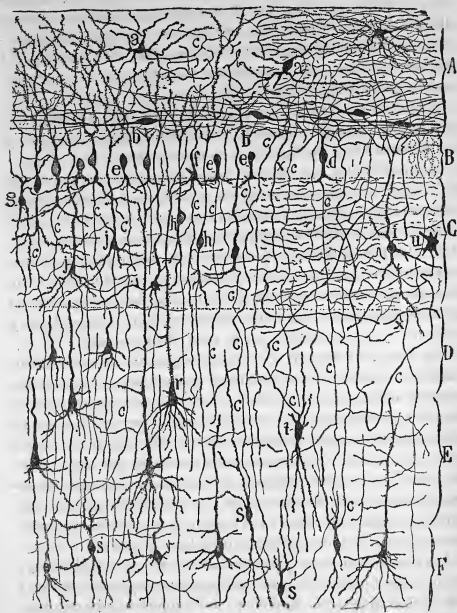


Fig. 4.—Corte de la corteza occipital inferior del conejo de ocho días. Método doble de Golgi. A, capa molecular; B, capa de las células fusiformes; C, capa de las fibras medulares medias; D, capa de pirámides medianas; E, capa de pirámides grandes; F, capa de corpúsculos polimorfos. a, células estrelladas de la 1.^a capa cerebral; b, fusiformes ó células especiales de la corteza; c, fusiformes verticales; d, pequeña pirámide; e, corpúsculo piriforme; g, célula de expansión nerviosa ascendente; h, fusiforme vertical de la 3.^a capa; j, pirámide pequeña; r, pirámide gigante; s, células de cilindro eje ascendente.

arborizadas, que, en las buenas preparaciones de Golgi, las células se ven envueltas en un fieltro fibrilar apretadísimo. En general las colaterales más robustas y prolijamente ramificadas proceden de los cilindros-ejes ascendentes; mientras que las hebras más delicadas proceden del trayecto de la expansión funcional de las fusiformes verticales y pirámides pequeñas.

Por lo expuesto se ve cuánta razón tienen los autores que, como W. Krause y Schwalbe, atribuyen la raya de Vic d'Azyr á un plexo de fibras nerviosas meduladas. Igualmente cabe sostener con Krause que la tal raya no representa otra cosa que la exageración de un plexo nervioso (*plexo externo* de Krause yacente en la cuarta capa cerebral) que existiría ya en estado rudimentario en toda la corteza. En cambio, la zona de las fusiformes superficiales debe estimarse como un factor de construcción completamente nuevo.

CAPA DE LAS GRUESAS PIRÁMIDES. No parecen muy numerosas y se comportan como las de la corteza típica. Se trata de elementos robustos, ovoideos ó piramidales (fig. 4 r) cuyo tallo sube á formar en la zona molecular un penacho protoplásmico espinoso, y cuya expansión funcional descendente puede seguirse hasta la substancia blanca.

Como sucede en la corteza típica, por encima de las gruesas pirámides yace una faja de transición cuyos corpúsculos disminuyen sucesivamente de tamaño hasta igualarse con los piramidales pequeños.

CAPA DE LOS CORPÚSCULOS POLIMORFOS. En ella abundan las pequeñas pirámides cuyo tallo radial no parece alcanzar la zona molecular y se ven también no pocos elementos fusiformes ó triangulares. Entre los fusiformes llaman la atención, sobre todo, los provistos de cilindro-eje ascendente (fig. 4 s).

Esta expansión nerviosa termina en la capa molecular, según la disposición bien conocida desde los trabajos de Martinotti, los de Retzius y los nuestros, y suministra numerosas colaterales para la capa fibrilar intermedia.

Es indudable que en la construcción de las citadas capas entran también cilindros-ejes arribados de la substancia blanca y numerosas colaterales de ésta; pero nuestros estudios no nos permiten todavía detallar el comportamiento de estos factores.